This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.

+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.

+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.

+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`

Digitized by Google

3 2044 106 415 995

W7754p

W. G. PARLOW

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche.

Von

Dr. Hans Winkler,
a. o. Professor an der Universität Tübingen.

Mit 14 Abbildungen im Text.

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1908.

Digitized by Google

W 17545

Sonderabdruck
aus „Progressus rei botanicae“ herausgegeben von Dr. J. P. Lotsy.
Zweiter Band. Drittes Heft.

Digitized by Google

Inhalt.

Seite

Einleitung 2
Erstes Kapitel: ***Nomenklatur und Definitionen*** 6
Zweites Kapitel: ***Unsichere und noch nicht genügend untersuchte Fälle*** 12
A. Algen 13
B. Pilze 19
C. Moose 31
D. Farne 34
E. Gymnospermen 35
F. Angiospermen 36
Drittes Kapitel: ***Die Apogamie*** 58
A. Somatische Apogamie 60
B. Generative Apogamie 67
Viertes Kapitel: ***Die Parthenogenesis*** 70
A. Somatische Parthenogenesis 71
B. Generative Parthenogenesis 94
C. Die Merogonie 100
Fünftes Kapitel: ***Die Parthenokarpie*** 101
Sechstes Kapitel: ***Das Wesen der Apogamie und Parthenogenesis*** . 104
1. Ist die diploide Eizelle einer somatischen Sporophytenzelle gleichwertig? 106
2. Kommt der diploiden Eizelle Keimzellcharakter zu? 111
Siebentes Kapitel: ***Die Beziehungen zwischen Apomixis und Generationswechsel*** 116
Achtes Kapitel: ***Ursache und Auslösung von Parthenogenesis und Apogamie*** 126
Neuntes Kapitel: ***Biologische Bedeutung von Parthenogenesis und Apogamie*** 144
Zehntes Kapitel: ***Die Beziehungen zwischen Parthenogenesis und Polymorphismus*** 147
Literaturverzeichnis 152
Namen- und Sachverzeichnis 163

Digitized by Google

Es gibt wohl kaum ein Problem der biologischen Wissenschaften, dessen Geschichte zu verfolgen mehr Reiz gewährt als das der Sexualität der Pflanzen. Nachdem schon frühzeitig hier und da behauptet worden war, daß die Pflanzen eine geschlechtliche Fortpflanzung, der der Tiere vergleichbar, besäßen, wurde ihnen im weiteren Verlaufe der Entwicklung der Wissenschaft diese immer und immer wieder aus theoretischen Gründen aberkannt und ebenso oft aus theoretischen Gründen wieder zugesprochen. Auf exakte Grundlage gestellt konnte naturgemäß die Lehre erst dann werden, als man gelernt hatte, exakt und mit Berücksichtigung und möglichster Überwindung aller Fehlerquellen zu experimentieren. Und das war erstaunlich spät.

Für den Einsichtigen stand es freilich schon seit den berühmten Versuchen von Camerarius, also seit dem Ende des 17. Jahrhunderts fest, daß die Pflanzen, um keimfähige Samen hervorbringen zu können, der Mitwirkung des Pollens bedürfen. Gemäß der alten Erfahrung indessen, daß eine Wahrheit, die dem Einsichtigen längst als unwiderleglich festgestellt gilt, noch lange Zeit braucht, bis sie zum Allgemeingut geworden ist, dauerte es doch noch fast anderthalb Jahrhunderte, ehe die immer wiederholten Einwendungen gegen die Ergebnisse von Camerarius und von denen, die seine Versuche bestätigt hatten, endgültig verstummten und so endlich auch die immer von neuem erforderlichen Nachuntersuchungen überflüssig machten.

So datiert die Zeit, von der an die Lehre von der Sexualität der Pflanzen als definitiv bewiesen gilt, eigentlich erst vom Jahre 1844 an, in dem Gaertner's „Versuche und Beobachtungen über die Befruchtungsorgane der vollkommenen Gewächse und über die natürliche und künstliche Befruchtung durch den eigenen Pollen" erschienen. Seitdem war das Ziel der Forschung nicht mehr zu untersuchen, ob überhaupt die Pflanzen sexuell differenziert und befruchtungsbedürftig sind, sondern vielmehr genau festzustellen, wie der Vorgang der Bestäubung und Befruchtung in seinen Einzelheiten verläuft.

In Anbetracht des langen, hartnäckigen und oft mit großer Leidenschaftlichkeit geführten Kampfes, den es gekostet hatte, bis die Zweifel an der Sexualität der Pflanzen definitiv niedergeschlagen wurden, kann es nicht überraschen, daß man zunächst die Angaben über das Vorkommen einer Parthenogenesis bei Pflanzen geradezu mit Unbehagen aufnahm. Zwar konnten diese Angaben, da sie sich ja immerhin nur auf vereinzelte Fälle bezogen, die Lehre von der Sexualität der Pflanzen nicht mehr erschüttern, die durch so zahlreiche Versuche und, nach Vervollkommnung der Untersuchungsmethoden, auch auf entwicklungsgeschichtlichem Wege bewiesen war. Aber zu den Vorstellungen, die man sich, nach glücklicher Über-

Digitized by Google

windung der Schleiden'schen Irrlehre, über die Notwendigkeit und die Wirkungsweise des Pollens bei der Keimerzeugung gebildet hatte, paßte eben das Vorkommen der Parthenogenesis, d. h. der Erzeugung von Keimen bei zweifellos geschlechtlich differenzierten Gewächsen ohne Mitwirkung des männlichen Elementes, gar nicht, und so gab der eine sicher erwiesene Fall von der Entbehrlichkeit des Pollens zur Samenbildung allen den Behauptungen erneuten Nachdruck, nach denen doch die Zahl der höheren Pflanzen gar nicht so klein sein sollte, bei denen zur Keimbildung der Pollen nicht nötig wäre.

Dieser eine sichere Fall war der der *Caelebogyne ilicifolia* J. Smith. Es ist das eine diöcische Euphorbiacee, die, im östlichen Australien einheimisch, seit 1829 in Kew in drei weiblichen Stöcken kultiviert wurde, und daselbst alljährlich keimfähige Samen erbrachte, aus denen der Mutter völlig gleichende Tochterpflanzen hervorgingen. Da nun männliche Blüten an den drei Pflanzen durchaus fehlten und auch keine verwandten männlichen Euphorbiaceen in den betreffenden Gewächshäusern standen, sich auch keine Pollenschläuche in den auffallend lange frisch bleibenden Narben und Griffeln trotz sorgfältiger Untersuchung nachweisen ließen, so kam Smith (1841) zu dem Schlusse, daß für diese Pflanze „pollen is not essential to the perfecting its seeds". Da damals die Schleiden'sche Theorie noch zahlreiche Anhänger hatte, benutzte Smith dieses Ergebnis, um gegen sie Front zu machen, indem er (1841, p. 511) bemerkt: „that the absence of pollen is irreconcileable with the theory that every grain of pollen furnishes a germ, and that the ovulum is merely a matrix to receive and nourish it till it becomes a perfect seed".[1])

Wir können nun an dieser Stelle, so verlockend es wäre, nicht im einzelnen verfolgen, wie man sich innerhalb der nächsten Jahrzehnte mit den Angaben von Smith abfand, sie bestritt, ignorierte, bestätigte und sich theoretisch zurechtlegte. Es genüge, daran zu erinnern, daß man zunächst die unbequeme Tatsache ableugnete und die Smith'schen Beobachtungen damit zu erklären suchte, daß man — was gelegentliche Befunde als nicht ausgeschlossen erscheinen lassen mußten — annahm, es seien eben doch innerhalb der sonst

[1]) Es ist eigentlich zu bedauern, daß nicht schon länger ein einwandfrei bewiesener Fall von Embryobildung ohne Mitwirkung des Pollens bekannt war: die ganze Schleiden'sche Theorie wäre dann von Anfang an unmöglich gewesen und viel mühsame Arbeit hätte fruchtbringender gestaltet werden können. Der Erfolg, den die Schleiden'sche Befruchtungstheorie hatte, ist wohl zum größten Teil damit zu erklären, daß viele Forscher unter dem Eindruck der wichtigen Entdeckung des Pollenschlauches standen, und diese Entdeckung, wie das so häufig geschieht, in ihrer Tragweite zu überschätzen geneigt waren. Die Schleiden'sche Theorie stellt in dieser Hinsicht ein völliges Analogon zu der viel früheren Lehre der Spermatisten dar, die nach der Entdeckung der Spermatozoen in diesen auch vorgebildete Embryonen erblickten, die in den Eiern nur ausgebrütet würden.

Digitized by Google

rein weiblichen Blüte gelegentlich Antheren aufgetreten, deren Pollen zur Bestäubung verwandt worden wäre. Am nächsten der Wahrheit kam, freilich auf Grund ungenügender Untersuchungen, Klotzsch (1857), der in einem anonym erschienenen Aufsatz die Keime der *Caelebogyne* gar nicht als Embryonen, sondern als vegetative Knospen ansprach.

Glauben und Bestätigung fand die Behauptung, daß bei *Caelebogyne* wirklich Parthenogenesis vorliege, erst dann, als die Pflanze in blühreifen Exemplaren den europäischen botanischen Gärten allgemein zugänglich wurde, so daß Nachuntersuchungen leicht angestellt werden konnten, und vor allem dadurch, daß der Fall aus seiner Vereinzelung im Jahre 1856 heraustrat, als von Siebold (1856) seine Beobachtungen über die Parthenogenesis bei der Honigbiene und anderen Tieren veröffentlichte. Es war A. Braun, der im Anschluß daran auf der Naturforscherversammlung zu Wien 1856 nachdrücklich die Wichtigkeit der Smith'schen Beobachtungen an *Caelebogyne* betonte. Im Jahre 1857 erschien dann seine ausführliche Abhandlung über Parthenogenesis bei Pflanzen, in der er nicht nur die Angaben von Smith durch sorgfältige und kritische Nachprüfung bestätigen, sondern, was wichtiger war, einen neuen unbezweifelbaren Fall echter Parthenogenesis beschreiben konnte, nämlich bei *Chara crinita* Wallr., die innerhalb ihres recht ausgedehnten Verbreitungsbezirkes so gut wie ausschließlich in rein weiblichen Exemplaren vorkommt, dessenungeachtet aber allenthalben reichlich keimfähige Sporenfrüchte zur Reife bringt.

Freilich wollten auch nach den Arbeiten Braun's (1857 und 1860) die Zweifel noch nicht verstummen. Zwar die tatsächliche Richtigkeit des von Braun an *Chara crinita* Beobachteten ist wohl nie bestritten, im Gegenteil oft bestätigt worden; doch wurde die prinzipielle Bedeutung des Falles noch nicht recht gewürdigt. Und was *Caelebogyne* anbetrifft, so wurde die Frage, ob bei ihr in der Tat der Pollen zur Keimerzeugung unnötig ist, ob, wenn es der Fall wäre, das dann als Parthenogenesis aufzufassen, und wie das Verhältnis dieser Fortpflanzungsart zur sexuellen zu verstehen sei, nach wie vor hin und her diskutiert, ohne daß es zu einer definitiven Entscheidung kam und kommen konnte.

Das letztere war deshalb nicht gut möglich, weil noch eine klare Einsicht in das eigentliche Wesen des Befruchtungsvorganges fehlte; aus dem gleichen Grunde blieben auch im allgemeinen die umfangreichen theoretischen Erörterungen über das Wesen der Parthenogenesis ziemlich unfruchtbar. So konnte die endgültige Entscheidung über die vieluntersuchte *Caelebogyne* erst fallen, nachdem die Einzelheiten des Befruchtungsvorganges genauer bekannt geworden waren und die moderne Untersuchungstechnik ihre Ausbildung erfahren hatte,

Digitized by Google

und das Jahr 1877 kam heran, bis durch Strasburger (1877, p. 67; 1878, p. 659) die alte Streitfrage dahin entschieden wurde, daß die Embryonen bei *Caelebogyne ilicifolia* zwar allerdings ohne Befruchtung gebildet werden, daß aber trotzdem keine Parthenogenesis vorliegt, da die Keime nicht aus unbefruchteten Eiern hervorgehen, sondern adventive Sprossungen des Nucellargewebes darstellen.

Damit war denn nun zwar erwiesen, daß bei höheren Pflanzen aus den Ovulis keimlinghaltige Samen entstehen können, ohne daß eine Befruchtung vorausgegangen ist, aber es war damit auch zugleich der einzige Fall von Parthenogenesis beseitigt, der bei höheren Pflanzen einigermaßen sichergestellt schien.[1]) Denn alle anderen Angaben über vermeintliche Parthenogenesis bei Blütenpflanzen konnten und mußten von nun an erst dann als sichergestellt gelten, wenn die cytologische Untersuchung ergeben hatte, daß die Keimlinge auch tatsächlich aus der unbefruchteten Eizelle entstehen. Solange diese Konstatierung ausstand, waren die betreffenden Angaben bestenfalls nur Nachweise der Tatsache, daß bei dieser oder jener Pflanze Samenbildung ohne Bestäubung erfolgen kann; ob aber Parthenogenesis oder Adventivembryobildung vorliegt, konnte und kann noch heute schlechterdings nur durch die cytologische Untersuchung entschieden werden.

Es dauerte nun aber sehr lange, ehe eine solche Untersuchung vorgenommen wurde, und so galt bis fast vor einem Jahrzehnt *Chara crinita* als die einzige Pflanze, bei der eine der tierischen vergleichbare Parthenogenesis festgestellt war. Die Algen waren es auch, die dann durch die wichtigen experimentellen Untersuchungen von Klebs (1896) über die Fortpflanzungsverhältnisse besonders der Conjugaten und ihre Abhängigkeit von äußeren Faktoren die ersten neuen Beispiele von Parthenogenesis im Pflanzenreiche lieferten. Erst die im Jahre 1900 erschienene Arbeit von Juel über *Antennaria* erbrachte dann den Nachweis, daß doch auch bei höheren Pflanzen echte Parthenogenesis vorkommt, und so ergab sich die merkwürdige Sachlage, daß die älteren Forscher, die, sich auf das Verhalten der *Caelebogyne ilicifolia* stützend, die Möglichkeit der Parthenogenesis bei Blütenpflanzen so energisch verteidigt hatten, zwar im Hinblick auf den speziellen Fall der *Caelebogyne* im Unrecht waren, im Hinblick auf das gesamte Phanerogamenreich aber doch Recht behielten.

Mit dem Jahre 1900 nun und der in ihm erschienenen Arbeit von Juel haben wir den Ausgangspunkt für die im folgenden zu gebenden Darlegungen erreicht. Es ist deren Ziel, in übersichtlicher

---

[1]) Als Kuriosität sei erwähnt, daß Kerner von Marilaun noch in der zweiten Auflage seines Pflanzenlebens (1896, p. 421) in der Keimbildung der *Caelebogyne ilicifolia* Parthenogenesis erblickt.

Digitized by Google

Anordnung und mit tunlicher Vollständigkeit alles das kritisch zusammenzustellen, was seit 1900 über das Problem der Parthenogenesis bei Pflanzen veröffentlicht worden ist. Natürlich wurde auch die ältere Literatur, soweit das nötig war, gebührend berücksichtigt. Außerdem erwies es sich aus Gründen, die sofort deutlich werden werden, als erforderlich, das von der Parthenogenesis nicht zu trennende Problem der Apogamie mit zu berücksichtigen.

Ehe wir nun aber mit der Darlegung der Tatsachen selbst beginnen können, müssen wir einige nomenklatorische Vorbemerkungen vorausschicken, die zugleich die Disposition für unsere Einteilung des Stoffes enthalten.

Erstes Kapitel.

Nomenklatur und Definitionen.

Sowohl die Bezeichnung Parthenogenesis wie die Bezeichnung Apogamie sind von den Forschern, die sich mit unserem Problem beschäftigt haben, durchaus nicht immer in übereinstimmendem Sinne gebraucht worden. Wir müssen daher von vornherein genau angeben, in welchem Sinne wir sie im folgenden anwenden wollen. Dabei soll aber die Rechtfertigung im einzelnen für die von uns einzuhaltende Begriffsumgrenzung einem späteren Kapitel überlassen werden.

Parthenogenesis und Apogamie sind zwei charakteristische Arten der Fortpflanzung, und es fragt sich daher zuerst, wie sie sich zu den anderen bei Pflanzen vorkommenden Fortpflanzungsweisen verhalten. Um darin einen klaren Einblick zu bekommen, teilen wir die bei Pflanzen überhaupt möglichen Vermehrungsarten in drei Unterabteilungen ein: die Amphimixis, die Pseudomixis und die Apomixis.

Die Amphimixis ist die normale Art der geschlechtlichen Fortpflanzung, bei der also der Keim entsteht aus dem Verschmelzungsprodukt zweier Keimzellen, seien diese nun als Isogameten ausgebildet oder in Ei und Spermatozoon differenziert.

Als Pseudomixis bezeichnen wir den Ersatz der echten geschlechtlichen Keimzellverschmelzung durch einen pseudosexuellen Kopulationsprozeß zweier nicht als spezifische Befruchtungszellen differenzierter Zellen. Was die Pseudomixis von der Amphimixis unterscheidet, ist also im wesentlichen nur der Umstand, daß die beiden miteinander verschmelzenden Zellen nicht als Gameten differenziert

Digitized by Google

sind. Natürlich ist die Pseudomixis stets mit Autogamie verbunden; doch ist es wenigstens theoretisch auch nicht ausgeschlossen, daß sie mit Allogamie verbunden auftreten kann, wenn anders es sich bewahrheiten sollte, daß es Pfropfhybride gibt, die aus einer Zelle des Verwachsungsgewebes hervorgegangen sind, in die der Kern (und vielleicht auch Protoplasma) aus einer benachbarten artfremden Zelle hinübergewandert war.

Bekannt ist pseudomiktische Fortpflanzungsweise bis jetzt vor allem bei einigen Farnen, so z. B. bei *Lastrea pseudomas* var. *polydactyla* Wills (Farmer, Moore und Digby 1903), wo der Sporophyt aus einer Prothalliumzelle hervorgeht, deren Kern mit einem aus einer Nachbarzelle herübergewanderten zweiten Kern verschmilzt, ehe die Entwicklung beginnt. Farmer und Digby (1907, p. 191) nennen diesen Vorgang Pseudapogamie.

Vielleicht gehören auch die Uredineen hierher, bei denen der binukleäre Zustand durch Übertritt eines Kerns in eine Nachbarzelle des uninukleären Mycels erreicht wird (Blackman 1904).

Da es aber in dieser Arbeit nicht unsere Absicht ist, uns eingehender mit der Erscheinung der Pseudomixis zu befassen, sollen diese Fälle, auf die wir überdies später noch werden zurückkommen müssen, nicht näher diskutiert, sondern nur kurz auf sie hingewiesen werden. Es sei nur noch bemerkt, daß sich die Abgrenzung der Pseudomixis gegen die Amphimixis in zweifelhaften Fällen vor allem daraus ergibt, daß der Aushilfscharakter erkennbar sein muß, den die Pseudomixis als Ersatz der verlorenen typischen Amphimixis besitzt.

Andererseits ist auch zu bedenken, daß nicht jede nichtsexuelle Kern- oder Zellverschmelzung nun ein pseudosexueller Vorgang sein muß. Es kann selbstverständlich außer der sexuellen und der pseudosexuellen Zellverschmelzung auch noch eine asexuelle geben. Hierher gehören z. B. die von Němec (1902; 1903) beschriebenen Kernverschmelzungen in chloralisierten Wurzeln von *Vicia*, und auch die vielbesprochene Kernverschmelzung im jugendlichen Ascus der Ascomyceten ist unseres Erachtens nicht als eigentlich sexueller Vorgang aufzufassen, auch nicht als Pseudomixis, sondern als ungeschlechtliche Kopulation.[1])

[1]) Wir können hier natürlich keine eingehende Begründung dieser Auffassung geben und verweisen auf die Besprechung der Frage besonders bei Harper (1905, p. 61 ff.), Lotsy (1907, p. 451 u. a. a. O.) und Vuillemin (1907, p. 80 ff.). Was uns vor allem gegen die Deutung der „Dangeard'schen Fusion" (wie Juel (1902, p. 54) die Endokaryogamie in der jungen Spore der Ustilagineen, der jungen Teleutospore der Uredineen und dem jungen Ascus der Ascomyceten nennt im Gegensatz zu der „Harper'schen Fusion" im Ascogon der Ascomyceten), als sexuellen Vorgang zu sprechen scheint, ist die Tatsache, daß die Harper'sche Fusion zweifellos als solcher anzusehen ist und doch nur eine von beiden als wahre Befruchtung gedeutet werden kann. Man könnte nun allerdings in der Dangeard'schen Fusion einen

Digitized by Google

Als Apomixis endlich bezeichnen wir den Ersatz der geschlechtlichen Fortpflanzung durch einen anderen, ungeschlechtlichen, nicht

---

Ersatz für die echte Befruchtung sehen, wenn sie nur bei parthenogenetisch gewordenen Ascomyceten aufträte, was aber eben nicht der Fall ist. Und der an sich ansprechenden Kompromißhypothese von Lotsy (l. c.) bleibt die Aufgabe, zu erklären, warum nach der Befruchtung die eben erst verschmolzenen elterlichen Kerne sich nachträglich wieder trennen.

Wenn also die Kernfusion im Ascus der Ascomyceten kein sexueller Prozeß ist, so fragt es sich, aus welchem anderen Grunde sie erfolgt; bedeutungslos ist der Vorgang gewiß nicht, zumal er sich ja bei allen daraufhin untersuchten Ascomyceten gefunden hat. Harper (l. c.), der, was auch mir als das Wahrscheinlichste erscheint, annimmt, daß durch die Fusion ein Kern mit quadrivalenten Chromosomen entsteht, bringt ihn in Zusammenhang mit der Kernplasmarelation: „the ascus is to be developed as a relatively large cell to serve as a storehouse, with an abundant supply of material for the formation of ascospores; and in order that the nucleo-cytoplasmic equilibrium may be maintained, it must be provided with an excess of nuclear material as compared with the other cells of the ascogenous hyphae and the ascogonium“ (l. c., p. 66). Aber auch diese Hypothese erklärt nicht die Fusion selbst. Nach dem, was wir sonst über die Beziehungen zwischen Kern und Plasma wissen, müssen wir sogar annehmen, daß mehrere kleine gleichmäßig in dem Protoplasmakörper verteilte Kerne besser imstande sind, die Aufrechterhaltung der Kernplasmarelation zu besorgen, als ein einziger großer Kern.

Ohne sie nun hier ausführlicher darzulegen und zu begründen, möchte ich die Ansicht äußern, daß die Kernfusion im Ascomycetenascus als ein karyokinetisch-technischer Vorgang anzusehen ist. An anderer Stelle (Winkler 1906, p. 266 ff.) wurde auseinandergesetzt, daß, wenn aus einem Kern mit n Chromosomen solche mit n/2 Chromosomen entstehen sollen, das nur so möglich ist, daß ein Kern mit bivalenten Chromosomen sich nach dem Schema der Reduktionsteilung zweimal hintereinander teilt, so daß vier Kerne mit n/2 univalenten Chromosomen entstehen. Sollen nun anstatt vieren acht solcher Kerne gebildet werden, wie im Ascus, dann muß der Ausgangskern quadrivalente Chromosomen besitzen und sich dreimal unmittelbar hintereinander teilen, mit anderen Worten sich so verhalten, wie sich der fusionierte Ascuskern verhält. Da der junge Ascus zweikernig ist, wäre das allerdings auch erreichbar, wenn die beiden Kerne je eine Reduktionsteilung nach dem Schema der höheren Pflanzen durchmachten; wenn trotzdem eine Fusion stattfindet und somit ein einziger Kern als Ausgangspunkt der Sporenbildung dient, so mag das daran liegen, daß der Prozeß so gleichmäßiger erfolgen, mit größerer Sicherheit gleichzeitig einsetzen und gleichmäßigere Produkte liefern kann, als wenn zwei voneinander unabhängige Kerne ihn selbständig auszuführen hätten. (Daß die Ascomyceten mit mehr als acht Sporen im Ascus dieser Deutung keine prinzipiellen Schwierigkeiten entgegenstellen, geht aus den Untersuchungen von Overton 1906 über *Thecotheus Pelletieri* hervor.)

Nachträgliche Hinzufügung. In einer eben erschienenen vorläufigen Mitteilung berichtet Claussen (1907) über eine Neuuntersuchung der Kernverhältnisse von *Pyronema confluens*, die, falls sie sich bestätigt und verallgemeinern läßt, die Dangeard'sche Fusion in ganz anderer, einfacherer Weise erklärt. Danach findet nämlich auch bei den Ascomyceten nur eine einmalige Kernverschmelzung statt, da die Kerne im Ascogon sich nur fest aneinanderlegen, ohne zu verschmelzen, und dann als konjugierte Kerne in die ascogenen Hyphen einwandern. Hier erst findet die definitive Fusion zum primären Ascuskern statt, der also hiernach natürlich nur bivalente Chromosomen hat.

Digitized by Google

mit Kern- und Zellverschmelzung verbundenen Vermehrungsprozeß. Hierfür liegt an sich schon ein anderer Terminus vor, nämlich der der Apogamie. Dieser Ausdruck wurde von de Bary (1878, p. 479) für die Tatsache eingeführt, „daß einer Species (oder Varietät) die sexuelle Zeugung verloren geht und durch einen anderen Reproduktionsprozeß ersetzt wird". Die Apogamie im Sinne von de Bary deckt sich also genau mit dem, was wir Apomixis nennen, und wenn wir diesen neuen Terminus an Stelle des alten setzen, so geschieht es notgedrungen deshalb, weil, wie bereits anderwärts nachgewiesen wurde (Winkler 1906, p. 251ff.), alle neueren Autoren den Ausdruck Apogamie nicht mehr im de Bary'schen Sinne verwenden, sondern ihm eine andere engere Bedeutung zulegen, in der er allgemein gebräuchlich geworden ist. Als Beleg sei zunächst auf Juel (1900, p. 40) hingewiesen, der unter Apogamie nur die Erzeugung eines Sporophyten durch den Gametophyten ohne geschlechtliche Fortpflanzung versteht. Genau so sehen auch Coulter und Chamberlain (1904, p. 210) Apogamie als „the production of a sporophyte by a gametophyte without the act of fertilization" an. Prinzipiell ebenso, aber noch enger umgrenzend, weil nur die Verhältnisse der Angiospermen berücksichtigend, definiert Guérin (1904, p. 80): „L'Apogamie ne comprend que les embryons naissant dans le sac embryonnaire, aux dépens de toute cellule autre que l'oosphère." Und ebenso versteht Treub (1905, p. 149) unter Apogamie diejenigen Fälle, „où l'amphimixie fait défaut, et dans lesquels l'embryon tire son origine d'un élément quelconque né dans le sac embryonnaire, à l'exception de l'oosphère".

Alle die genannten Autoren sehen also in der Apogamie nicht mehr wie de Bary allgemein den Ersatz der verlorenen geschlechtlichen Fortpflanzung durch einen anderen Vermehrungsvorgang, sondern nur noch die Erzeugung eines Sporophyten durch den Gametophyten ohne geschlechtliche Vorgänge. Ausdrücklich nehmen dabei Guérin und Treub von denjenigen Zellen des Gametophyten, die den Sporophyten liefern können, die Eizelle aus. Anders Strasburger, der auch in der Embryobildung aus dem unbefruchteten Ei einen echten Apogamiefall sieht, vorausgesetzt, daß das Ei einen Kern mit der unreducierten, diploiden Chromosomenzahl besitzt (Strasburger 1904, p. 113, 118; 1907, p. 170). Auch Farmer und Digby (1907, p. 192) bezeichnen die ungeschlechtliche Entstehung eines Sporophyten aus einem diploidchromosomigen Gameto-

---

Wenn sich das bestätigt, dann bleibt sehr auffällig die Achtzahl der Sporen im Ascus, die, wenn eine doppelte Kernverschmelzung da wäre, als deren notwendige Folge verständlich ist. Hat der primäre Ascuskern aber nur bivalente Chromosomen, dann verlangt die Tatsache Erklärung, daß bei den Ascomyceten im Gegensatz zu allen anderen Organismen derjenige Kern, der die Reduktionsteilung durchführt, drei und nicht nur zwei Teilungsschritte eingeht.

Digitized by Google

phyten als Apogamie und unterscheiden zwischen Parthenapogamie, d. h. der Entstehung des Sporophyten aus der unbefruchteten diploiden Eizelle, und Euapogamie, d. h. der Entstehung des Sporophyten aus Gametophytengewebe.

Inwiefern es zulässig ist, auch die Entwicklung der unbefruchteten diploidchromosomigen Eizelle als apogamen Vorgang aufzufassen, werden wir später zu untersuchen haben. Hier soll vorerst nur darauf hingewiesen werden, daß, während Farmer und Digby sich an die auch sonst übliche Definition der Apogamie halten, Strasburger insofern von ihr abweicht, als er (1905, p. 58) das Ei der „apogamen" Alchimillen und anderer sich wie diese verhaltender Pflanzen als „eine vegetative, nur wie ein Ei geformte Zelle des Sporophyts" [1]) bezeichnet. Es ist, worauf auch de Candolle (1905, p. 9) schon hingewiesen hat, klar, daß man von Apogamie im Sinne der herrschenden Definition in diesem Falle nur dann sprechen kann, wenn man auch in der diploiden Eizelle eine Zelle des Gametophyten sieht; hält man sie für eine Sporophytenzelle, dann ist die Entstehung eines Sporophyten aus ihr nicht als apogamer, sondern als rein vegetativer Propagationsprozeß anzusehen, durchaus gleichwertig der Adventivkeimbildung aus Nucelluszellen oder der Vermehrung durch Ausläufer. Strasburger kehrt also damit zur älteren weiteren Fassung des Apogamiebegriffes zurück.

Nachdem sich aber der de Bary'sche Terminus spontan in seiner Bedeutung so gewandelt hat, erscheint es uns als vorteilhafter, ihm, anstatt ihn in seine alten Rechte wieder einzusetzen, die neue Bedeutung zu lassen und als Ersatz für ihn eine neue Bezeichnung einzuführen. Als solche wurde früher (Winkler 1906, p. 253) Apomixis vorgeschlagen, und diesen Ausdruck werden wir auch im folgenden benutzen in der Bedeutung: Ersatz der geschlechtlichen Fortpflanzung durch einen anderen, ungeschlechtlichen Vermehrungsprozeß. Es ist selbstverständlich, daß Organismen wie die Bakterien oder die Cyanophyceen, die sich nur ungeschlechtlich vermehren, nicht als apomiktische Wesen aufzufassen sind, da sie ja, soviel wir wissen, eine geschlechtliche Fortpflanzung niemals besessen haben, und es zum Begriff der Apomixis gehört, daß ein Verlust der Sexualität eingetreten ist.

Der ungeschlechtliche Vermehrungsvorgang nun, der den sexuellen bei der Apomixis ersetzt, kann nach sehr verschiedenartigen Modalitäten erfolgen, und wir unterscheiden darnach als Unterarten der Apomixis:

1. vegetative Propagation, d. h. Ersatz der Befruchtung durch Ausläuferbildung, Entstehung blattbürtiger Sprosse,

[1]) Von mir gesperrt. W.

Digitized by Google

Viviparie und ähnliche Vorgänge vegetativer Vermehrung, für die sich z. B. bei Kerner (1896, p. 5ff.) und anderswo zahlreiche Beispiele angeführt finden. Auch die Adventivembryobildung aus Nucellarzellen, wie sie sich bei *Caelebogyne ilicifolia* und anderen Pflanzen findet, gehört hierher. Es handelt sich dabei (außer bei der Aposporie, vgl. Kapitel 3) immer um die apomiktische Entstehung von Sporophyten aus Sporophyten, oder von Gametophyten aus Gametophyten, und alle diese Fälle fallen also außerhalb unseres Themas, auch die Nucellarembryonie von *Caelebogyne*, die sich ja von der Entstehung adventiver Knospen etwa am Hypocotyl von *Euphorbia cyparissias* oder *Linum usitatissimum* nur dadurch unterscheidet, daß sie sich innerhalb der Makrospore abspielt, und daß die Adventivsprosse morphologisch (wenigstens meistens) echten Embryonen völlig gleichen. Mit Parthenogenesis oder Apogamie direkt haben sie nichts zu tun.

2. Apogamie, d. h. die apomiktische Entstehung eines Sporophyten aus vegetativen Zellen des Gametophyten, und zwar
   a) somatische Apogamie, wenn die Zelle oder der Zellkomplex, die den Sporophyten liefern, in ihren Kernen die diploide Chromosomenzahl besitzen (Euapogamie von Farmer und Digby),
   b) generative Apogamie, wenn die Kerne der Mutterzellen des Sporophyten nur die haploide Chromosomenzahl führen (meiotische Euapogamie von Farmer und Digby).
3. Parthenogenesis, d. h. die apomiktische Entstehung eines Sporophyten aus einem Ei, und zwar
   a) somatische Parthenogenesis, wenn das Ei einen Kern mit der diploiden, unreducierten Chromosomenzahl besitzt (Parthenapogamie von Farmer und Digby),
   b) generative Parthenogenesis, wenn der Kern des Eies mit der haploiden Chromosomenzahl ausgestattet ist.

Wir finden also in dem Umstande, daß der Sporophyt das eine Mal aus einer Eizelle, das andere Mal aus einer oder mehreren vegetativen Körperzellen hervorgeht, einen wesentlichen Unterschied, und legen erst in zweiter Linie Gewicht auf die Zahl der Chromosomen, die sich in den Kernen der Ausgangszellen finden. Damit befinden wir uns vor allem in scharfem Gegensatz zu Strasburger, der den Hauptnachdruck auf die Chromosomenzahl legt und von echter Parthenogenesis nur dann reden will, wenn ein „haploides, somit auf Befruchtung eingerichtetes Ei mit seiner einfachen Chromosomenzahl in die Keimbildung“ eintritt (1907, p. 170).

Digitized by Google

Die Rechtfertigung unserer abweichenden Ansicht soll einem späteren Kapitel vorbehalten bleiben. Wir werden jedenfalls im folgenden die im vorstehenden angeführte Begriffsumgrenzung einhalten und die Darlegung der Tatsachen auch nach ihr disponieren.

Bemerkt muß noch werden, daß das Vorkommen des einen Modus der Fortpflanzung das gleichzeitige Vorhandensein noch eines anderen bei derselben Species und sogar beim gleichen Individuum nicht prinzipiell ausschließt; es kann im Gegenteil z. B. Amphimixis kombiniert mit allen Unterarten der Apomixis auftreten. Insbesondere aber ist die vegetative Propagation häufig als aushelfende Vermehrungsweise neben irgendeiner der anderen Methoden der Fortpflanzung vorhanden. Doch scheinen Apogamie und Parthenogenesis niemals oder nur ausnahmsweise nebeneinander vorzukommen (so bei *Alchimilla sericata* und vielleicht bei *Euphorbia dulcis*?), während Amphimixis und Parthenogenesis z. B. bei *Thalictrum purpurascens* nebeneinander vorhanden sind.

Zweites Kapitel.

Unsichere oder noch nicht genügend untersuchte Fälle.

Bevor wir nun daran gehen können, die einzelnen Fälle von Parthenogenesis oder Apogamie in der Reihenfolge zu besprechen, die ihnen nach den im ersten Kapitel getroffenen Unterscheidungen zukommt, empfiehlt es sich, die zweifelhaften oder noch nicht genügend untersuchten einschlägigen Fälle vorweg zu erörtern. Denn es lassen sich selbstverständlich die einzelnen in der Literatur bekannt gegebenen Vorkommnisse von Parthenogenesis oder Apogamie erst dann sicher rubricieren, wenn sie auch cytologisch und mit besonderer Berücksichtigung der Kernverhältnisse untersucht worden sind. Das ist nun aber keineswegs bei allen den Pflanzen, bei denen das Vorhandensein einer der beiden uns interessierenden Apomixis-Arten festgestellt ist, der Fall, ja oft ist es überhaupt noch fraglich, ob Apogamie oder ob Parthenogenesis vorliegt, und, wenn das eine oder das andere zutrifft, ob es sich um die generative oder um die somatische Modalität handelt. In manchen Fällen ist sogar nur das sichergestellt, daß Samenbildung ohne Bestäubung erfolgen kann, so daß es also noch unentschieden bleibt, ob das Pseudomixis oder eine der drei Arten der Apomixis ist. Alle diese Fälle sollen nun, soweit sie mir bekannt geworden sind, schon an dieser Stelle zusammengestellt werden,

Digitized by Google

damit im folgenden, falls erforderlich, auf sie Bezug genommen werden kann, und in der Hoffnung, daß die Zusammenstellung der unsicheren und noch nicht genügend untersuchten Angaben dazu anrege, sie eingehender nachzuprüfen.

Die Zahl der Pflanzen, bei denen das Bestehen von Parthenogenesis oder Apogamie vermutet, aber bisher noch nicht sicher nachgewiesen worden ist, oder bei denen, wenn auch das tatsächliche Vorhandensein einer der beiden Apomixis-Arten sichergestellt wurde, doch die Untersuchung nicht so weit gediehen ist, daß sie mit völliger Sicherheit in eine der von uns aufgestellten Kategorien untergebracht werden könnten, ist ziemlich groß. Auf absolute Vollständigkeit macht unsere Zusammenstellung natürlich keinen Anspruch; doch blieben, soweit das möglich war, in der Hauptsache nur solche Angaben unberücksichtigt, die von vornherein durch allzu ungenügende Begründung außer Betracht fallen. Das gilt begreiflicherweise vor allem von älteren Angaben, hinsichtlich derer hier auf die Zusammenstellungen bei Gaertner (1844 und 1849), A. Braun (1857 und 1860) und besonders bei Regel (1859) verwiesen sei.

Wir führen der Übersichtlichkeit wegen die in diesem Kapitel zu behandelnden Fälle nicht in historischer, sondern in systematischer Anordnung an.

A. Algen.

Unter den Algen sind aus den verschiedensten Familien mehrere Fälle von Parthenogenesis sichergestellt; doch liegen auch eine Reihe von Angaben vor, die noch näher zu untersuchen sind. So z. B. das Verhalten mancher Diatomeen.

Diatomeen. Manche Autoren, wie z. B. Lotsy (1907, p. 284) reden hier direkt von Parthenogenesis. So sollen bei *Synedra affinis* und *Corethron* parthenogenetische Auxosporen vorkommen; auch *Rhabdonema arcuatum* soll sich ähnlich verhalten. Doch fassen sowohl Oltmanns (1904, p. 126 ff.) wie Karsten (1900), welch letzterer wohl der beste Kenner der Fortpflanzungsverhältnisse der Bacillariaceen ist, die Sache anders auf. Sicher scheint nur, daß in der Tat bei einigen der erwähnten Formen und ihren Verwandten Apomixis vorliegt. Im übrigen aber ist die Sachlage noch so wenig geklärt, daß wir an dieser Stelle keine Veranlassung haben, näher darauf einzugehen und auf die Diskussion der einschlägigen Tatsachen bei den drei citierten Autoren verweisen können.

Chlorophyceen. Innerhalb der großen Gruppe der Chlorophyceen ist bei verschiedenen Unterfamilien Parthenogenesis konstatiert. So kommt z. B. unter den Chlamydomonadaceen vielleicht bei *Polytoma* spontane Parthenogenesis vor, da Francé (1894, p. 323)

Digitized by Google

für die Gameten dieser Gattung fakultative Kopulation angibt. Doch ist das nach Oltmanns (1904, p. 147) zweifelhaft, da wahrscheinlich eine Verwechslung zwischen Gameten und Zoosporen vorliegt. Sicher aber gelang der Nachweis wenigstens fakultativer Parthenogenesis Klebs (1896, p. 437) bei *Chlamydomonas media* Klebs. Er gibt darüber l. c. an: „In den feuchten Kammerkulturen ließ ich die Zellen sich bis zum Auftreten der Gameten vermehren, die zum Teil an ihrem kontrahierten Plasmakörper erkennbar waren. Dann fügte ich einen Tropfen einer Nährlösung von 1 Proz. zu und stellte die Kultur wieder hell. Alle Zellen kamen zur Ruhe, die Kopulation war unmöglich geworden. Jetzt sah ich, wie der kontrahierte Plasmakörper einer Gamete innerhalb der alten Zellhaut sich mit einer neuen umgab und nach einiger Zeit sich zu teilen begann. Die nicht kopulierenden Gameten werden also wieder rein ungeschlechtlich. Allerdings ist der Unterschied in der Keimung gegenüber den Zygoten gering. Denn auch diese verhalten sich bei ihrer Keimung nicht anders, als daß sie sich teilen und ungeschlechtliche Zellen bilden."

Bei den *Volvox*-Arten soll nach Angaben Klein's (vgl. Oltmanns 1904, p. 162) echte Parthenogenesis nicht ausgeschlossen sein. Sie ist selbstverständlich für den bei *Volvox* sichergestellt, der mit Bütschli in den Parthenogonidien dieser Pflanzen parthenogenetische Eier erblickt.

Sehr interessante Verhältnisse finden wir bei der Protosiphonacee *Protosiphon botryoides* (Kützing) Klebs. Diese einzellige aber vielkernige Alge bildet im Wasser zahlreiche Gameten, die normalerweise zu je zwei kopulieren und eine sternförmige abgeflachte Zygote liefern. Diese muß eine längere Ruheperiode durchmachen, ehe sie keimt. Bei der Keimung geht aus ihr sofort wieder ein neues Pflänzchen hervor, indem sie sich einfach streckt und vergrößert. — Es gelang nun aber Klebs (1896, p. 216 ff.) dadurch, daß er die Alge in nährsalzreicher Flüssigkeit oder bei einer Temperatur von 25—27° C hielt, sie zur Bildung von Schwärmern zu veranlassen, die ohne zu kopulieren zu je einer Parthenospore wurden. Daß es sich dabei um echte Gameten und nicht um ungeschlechtliche Schwärmsporen handelte, ging daraus hervor, daß die in der nährsalzreichen Lösung entstandenen Schwärmer, in reines Wasser übertragen, schon nach 10—15 Minuten kopulierten. — Wir haben hier also einen wohlkonstatierten Fall von fakultativer, experimentell erzeugbarer Parthenogenesis, auf den wir später noch werden zurückkommen müssen. Die Kern- und Chromosomenverhältnisse sind dabei aber leider unbekannt. Man wird aber wohl vermuten dürfen, daß bei der Keimung der Zygoten eine Reduktion eintritt, bei der der Parthenosporen aber nicht. Daß jedenfalls die beiden nicht völlig gleichwertig sind, geht auch daraus hervor, daß die Parthenosporen

Digitized by Google

kugelrund, nicht sternförmig gestaltet sind, und daß sie im Gegensatz zu den längere Zeit ruhenden Zygoten sofort auskeimen. Andererseits ist freilich zu beachten, daß die Keimung der beiden Sporen gleichartig verläuft, sie erfolgt also auch bei den Zygoten ohne vorhergehende Schwärmerbildung, so daß man wohl annehmen muß, die Reduktion erfolgt bei der Schwärmerbildung. Da nun aber eine solche auch in den aus Parthenosporen hervorgegangenen Individuen erfolgt, so müßte sie hier nach ganz anderem Modus, ohne Reduktion vor sich gehen. Das läßt sich aber natürlich nur durch die Beobachtung entscheiden.

Ähnlich verhält sich nach Klebs (1896, p. 321; vgl. auch die älteren Angaben von Dodel 1876, p. 506) *Ulothrix zonata* Ktz., die wie alle Ulotrichaceen unverzweigte Fäden bildet. Sie hat neben ungeschlechtlicher Fortpflanzung durch Makro- und Mikrozoosporen geschlechtliche Vermehrung durch Gameten, die zu je zwei miteinander zu einer Zygote verschmelzen. Durch Übertragen der Gameten — die durch den Besitz von nur zwei Cilien mit Sicherheit von den vierciligen Mikrozoosporen zu unterscheiden sind — in eine 0,5 proz. Nährlösung konnte aber Klebs die Kopulation verhindern und die Gameten dazu veranlassen, ohne vorhergehende Verschmelzung je eine keimungsfähige Parthenospore zu liefern. Bei der Keimung teilt sich die Zygote in vier Zellen, von denen jede für sich zu einem neuen Faden auswächst, während die Parthenosporen nur je zwei solcher Zellen ergeben. Wenn sich das bestätigen sollte, dann könnte man wohl annehmen, daß bei der Keimung der Zygoten eine Reduktion erfolgte, bei der der Parthenosporen aber nicht. Doch wäre dann nicht recht verständlich, warum sich die Parthenospore überhaupt bei der Keimung teilt, anstatt sofort zum Faden auszuwachsen, was die Zygote natürlich nicht kann, da sie die diploide, der Faden aber die haploide Chromosomenzahl besitzt, oder aber, warum die Parthenospore nicht auch durch zwei Äquationsteilungen in vier Fadenmutterzellen sich teilt. Doch ist die ganze Sache noch der Nachuntersuchung und Aufklärung bedürftig, da Klebs selbst das geschilderte verschiedene Verhalten der beiden Sporenarten bei der Keimung nicht als direkt beobachtet, sondern nur als wahrscheinlich vorhanden angibt, während andererseits Dodel (1876, p. 433) behauptet, daß die Zygote bei der Keimung 2—14 Zoosporen bildet.

Vermutlich kommt auch bei der monotypischen Gattung *Cylindrocapsa* Parthenogenesis vor, doch liegt darüber nur eine kurze Notiz von Cienkowski vor (1876, p. 529), auf die hier verwiesen sei.

Ebenfalls noch nicht genügend geklärt sind die Verhältnisse bei der Chaetophoracee *Draparnaldia*, deren Mikrozoosporen nach Klebs (1896, p. 420) sowohl mit wie ohne Kopulation Ruhezellen erzeugen können, sich also bald als Gameten, bald als Zoosporen verhalten.

Digitized by Google

Ob das etwa damit zusammenhängt, daß die einen haploid-, die anderen diploidchromosomig sind, und wie sich die beiderlei Ruhezellen bei der Keimung verhalten, ist nicht bekannt.

Auf Grund einer Beobachtung von Huber, daß den weiblichen Gameten gleichende Schwärmer von *Aphanochaete repens* A. Br. keimten und Pflänzchen mit Sexualorganen ergaben, vermutet Oltmanns (1904, p. 241), daß man es auch hier mit parthenogenetisch keimenden Eiern zu tun hat. Auch hier ist die nähere Untersuchung erwünscht.

Dasselbe gilt von manchen Chroolepidaceen, bei denen die Schwärmer der Gametangien unter Umständen auch ohne Kopulation keimen können (Oltmanns 1904, p. 253).

Unter den Siphonales sind es *Codium tomentosum* und *Bryopsis*, bei denen das Vorkommen von Parthenogenesis vermutet wurde, und zwar von Went (1890, p. 352) für *Codium*, und von Oltmanns (1904, p. 306) für *Bryopsis*. Beide Fälle sind näher zu untersuchen.

Phaeophyceen. Unter den Phaeophyceen bietet besonderes Interesse die Gattung *Ectocarpus*. Deren Arten bilden neben ungeschlechtlichen Zoosporen auch Gameten, die zwar äußerlich alle gleichgestaltet sind, aber insofern eine erste Andeutung von sexueller Differenzierung als Eier und Spermatozoen erkennen lassen, als die einen — die weiblichen Gameten — sich eher als die anderen mit ihrer Geißel festsetzen, so daß sie also in diesem ruhenden Stadium von den anderen noch lebhaft herumschwimmenden — männlichen — Gameten befruchtet werden. Es ist nun sehr bemerkenswert, daß beide Arten von Gameten zu parthenogenetischer Keimung befähigt sind, wie von Berthold (1881, p. 404) und Oltmanns (1899, p. 93) beobachtet wurde. Wir werden auf dieses seltene Beispiel „männlicher Parthenogenesis“ noch zurückzukommen haben.

Auch bei den Cutlerien und ihren Verwandten kommt Parthenogenesis vor, über die aber im einzelnen noch manche wichtige Frage aufzuhellen ist. Oltmanns (1905, p. 256) berichtet darüber zusammenfassend: „Reinke wie Falkenberg konnten bei Neapel die Kopulation der Cutlerien glatt beobachten, unbefruchtete Eier gingen stets zugrunde, deshalb glaubte man, Thuret's und Crouan's ältere Angaben, wonach die weiblichen Gameten der fraglichen Form an den bretonischen Küsten unbefruchtet keimen, möchten wohl auf einem Irrtum beruhen. Allein sie sind zweifellos richtig, denn neuerdings zeigte Church (1898), daß auch an den Küsten von England *Cutleria multifida* meistens parthenogenetisch keimt. Während bei Neapel nach Reinke das Verhältnis von Männchen und Weibchen 3:2 zu sein pflegt, treten an Englands Küsten im August männliche Pflanzen nur ganz spärlich auf, und in den übrigen Monaten werden sie überhaupt nicht mehr gefunden. Die weiblichen Exem-

Digitized by Google

plare sind dagegen sehr reichlich vertreten, und die entleerten Eier keimen fast alle ohne Befruchtung.

Die Neigung zu parthenogenetischer Entwicklung ist unter den Braunalgen aber keineswegs auf die Cutlerien beschränkt. Sauvageau schildert auch für *Giffordia secunda* ein reichliches Auftreten der Antheridien im Juli, ein völliges Schwinden derselben im August. Oogonien werden zu dieser Zeit noch reichlich entwickelt. Die Eier keimen parthenogenetisch aber sehr langsam — fast wie Zoosporen. Kompliziert wird der Vorgang, der im einzelnen wohl noch einmal studiert werden müßte, dadurch, daß viele unbefruchtete Eier unter Aufplatzen zugrunde gehen.

Sehen wir aber bei den genannten Gattungen ein periodisches Schwinden der Antheridien, so liegt die Annahme nahe, daß ähnliche Formen in dieser Richtung noch weiter vorgeschritten sind und ihre Antheridien vollends einbüßten; sie behielten nur noch Oogonien mit parthenogenetischen Eiern. Das dürfte besonders für einige *Ectocarpus*-Arten zu vermuten sein, welche aus plurilokulären Sporangien große, ohne Befruchtung keimende Schwärmer entleeren, denen eine außerordentlich große Ähnlichkeit mit den Eiern von *Giffordia secunda* zukommt."

Man wird vermuten dürfen, daß auch hier wie bei *Protosiphon* äußere noch nicht näher präzisierte Faktoren für den Eintritt oder das Fehlen der Befruchtungsbedürftigkeit der Gameten maßgebend sind. Zu erwähnen ist dabei noch, daß sich bei *Cutleria* die Parthenosporen weder im Aussehen noch in ihrer Weiterentwicklung nennenswert von den Zygoten unterscheiden.

Characeae. Auch den allbekannten Fall der *Chara crinita* Wallr. müssen wir unter die noch nicht genügend untersuchten Vorkommnisse von Parthenogenesis rechnen. Zwar kann es hier keinem Zweifel unterliegen, daß echte Parthenogenesis vorliegt; aber die Kernverhältnisse sind noch völlig unbekannt, und es läßt sich schlechterdings nicht entscheiden, ob es sich um somatische oder generative Parthenogenesis handelt.

Bekanntlich wurde die Tatsache, daß bei *Chara crinita* die unbefruchteten Oogonien zu keimfähigen Oosporenfrüchten heranreifen, von Braun (1857) entdeckt. Die weitverbreitete Pflanze ist diöcisch, einjährig und nicht imstande, sich durch Bulbillen oder überwinternde Stengelknoten zu erhalten. Sie ist also auf die Vermehrung durch Oosporen angewiesen und benutzt diese auch allenthalben, obwohl männliche Exemplare an den allermeisten Standorten der Pflanze durchaus fehlen. Schon daraus geht so gut wie sicher hervor, daß die Oosporen parthenogenetisch reifen müssen. Durch besondere Kulturversuche mit isolierten rein weiblichen Stöcken wurde es überdies auch noch experimentell von Migula (1897, p. 357) bewiesen.

Digitized by Google

Da männliche Individuen von *Chara crinita* an verschiedenen Standorten (Siebenbürgen, Kaspisches Meer, Griechenland, Frankreich) beobachtet worden sind, ist es nicht ausgeschlossen, daß auch Amphimixis noch gelegentlich vorkommt, was experimentell festzustellen wäre.

Die parthenogenetisch entstandenen Oosporen der *Chara crinita* schließen sich in ihrem Verhalten und in ihrem Bau, der Ausbildung der schwarzen Hartschale usw. durchaus an die entsprechenden Verhältnisse der geschlechtlich erzeugten Chara-Früchte an. Ob die Beobachtung von Migula (l. c., p. 358), daß sie ihre Keimkraft rascher verlieren als diese, allgemein gilt und mit der Parthenogenesis in Zusammenhang steht, ist noch zu untersuchen.

Bemerkenswert ist, daß *Chara crinita* eine der formenreichsten Chara-Arten überhaupt ist; bei Migula's Kulturversuchen mit zwei verschiedenen Formen erwiesen sich diese als konstant.

Über die Kernverhältnisse der *Chara crinita* wissen wir noch nichts. Debski (1897 und 1898) und Goetz (1899) haben *Chara fragilis* und *foetida* näher cytologisch untersucht und gefunden, daß weder bei der Entwicklung der Spermatozoen noch bei der der Oogonien eine Reduktion der Chromosomenzahl stattfindet. Man muß also annehmen, daß eine solche mit den ersten Teilungen der keimenden Oospore verknüpft ist. Das ist cytologisch noch nicht näher untersucht worden, aber sehr wahrscheinlich.

Nehmen wir also an, daß bei den amphimiktisch gebliebenen Charen die ersten beiden Teilungsschritte in der keimenden Frucht durch eine Reduktionsteilung erfolgen, so ist es klar, daß bei *Chara crinita* auch die ersten beiden Teilungen typische Karyokinesen wie alle anderen sein müssen. Die Chromosomenzahl wird also immer konstant die gleiche bleiben. Ob das aber die haploide oder die diploide ist, läßt sich nicht entscheiden, ehe nicht weitere Untersuchungen vorliegen. Es könnte die diploide Chromosomenzahl sein, und also somatische Parthenogenesis vorliegen; dann müßte man annehmen, daß bei der Keimung normal befruchteter Oosporen von *Chara crinita* einmal die Reduktionsteilung unterblieb, so daß eine diploidchromosomige Pflanze resultierte, deren Oosporen die Fähigkeit zur Parthenogenesis besaßen. Es kann aber auch die haploide Chromosomenzahl sein, und also generative Parthenogenesis vorliegen; dann müßten unbefruchtete Oosporen direkt die Fähigkeit zu spontaner Weiterentwicklung erhalten haben. Die letztere Annahme ist wohl die wahrscheinlichere, da nach ihr von allen Zellen nur die Oospore nicht die ihr gebührende Chromosomenzahl besitzt, während nach der anderen Annahme die Oospore als einzige von allen Zellen die normale Chromosomenzahl im Kern hat. Entscheidung bringen kann hier wohl nur der Befruchtungsversuch und der Vergleich mit den Chromosomenzahlen der anderen amphimiktisch gebliebenen Chara-Arten.

Digitized by Google

B. Pilze.

Phycomycetes. In den beiden Gruppen der Phycomyceten, den Zygomyceten und den Oomyceten, finden wir Formen mit Apomixis, wenn diese auch in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle noch nicht genügend bekannt ist.

Von den Zygomyceten sind hier alle diejenigen Arten zu nennen, die zur Bildung von Azygosporen befähigt sind. Die normale geschlechtliche Fortpflanzung dieser Pilze besteht bekanntlich darin, daß an benachbarten Mycelästen keulenförmige Seitenäste entstehen, die ihre Spitzen, mit denen sie sich paarweise berühren, durch je eine Querwand von dem Reste des Mycels abgrenzen. Die so isolierten Zellen werden zu Gameten, die miteinander zu einer meistens dickwandigen Zygote verschmelzen (Fig. 1 A), wobei die zahlreichen Kerne, wie Dangeard (1906, p. 645) bei *Mucor fragilis* und *Sporodinia grandis* feststellte, paarweise miteinander kopulieren, offenbar wohl je einer aus der einen Gamete mit je einem aus der anderen.

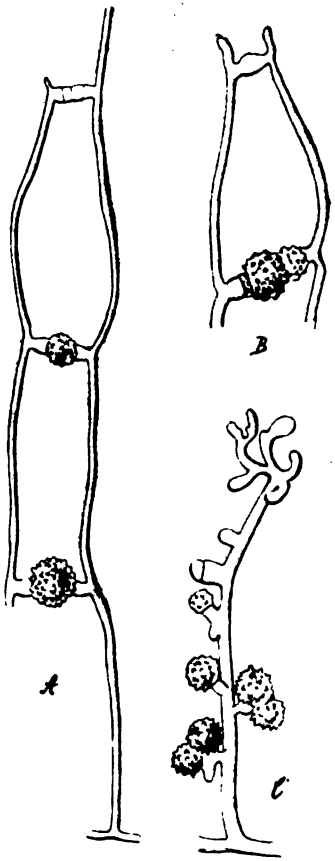


Fig. 1. A. *Mucor racemosus.* Normale Zygosporenbildung (nach Bainier 1883, Taf. 17, Fig. 6). — B. *Mucor racemosus.* Azygosporenbildung (nach Bainier l. c., Taf. 18, Fig. 9). — C. *Mucor tenuis.* Azygosporentragender Ast (nach Bainier l. c., Taf. 19, Fig. 11).

Es gibt nun eine ganze Anzahl von Zygomyceten, bei denen Azygosporen entstehen können, d. h. Dauersporen, die denselben Bau wie die typischen Zygosporen besitzen, nur in manchen Fällen weniger voluminös sind, die aber nicht durch Kopulation zweier Gameten entstehen, sondern dadurch, daß entweder sich überhaupt nur ein Kopulationsast bildet, dessen apikale Kopulationszelle unmittelbar zur Azygospore wird (Fig. 1 C), oder aber dadurch, daß die beiden Kopulationsschläuche zwar ausgebildet werden, ihre Gametenzellen aber nicht verschmelzen, sondern je für sich zu einer Azygospore reifen (Fig. 1 B). Die Zahl der zu solcher Azygosporenbildung befähigter Zygomyceten ist wahrscheinlich ziemlich groß. Fischer (1892, p. 170) führt als

Digitized by Google

hierher gehörige Formen an: *Rhizopus nigricans*, *Absidia capillata* und *septata*, *Sporodinia grandis*, *Spinellus fusiger*, *Mucor erectus*, und als Mucor-Arten, von denen bisher überhaupt nur Azygosporen, keine Zygosporen bekannt sind, *Mucor neglectus*[1]) und *tenuis*. Näheres über die Bedingungen, die ihre Entstehung veranlassen, wissen wir nicht.[2])

Ob die Azygosporenbildung als eine echte Parthenogenesis angesehen werden darf, ist nicht leicht zu entscheiden, zumal cytologische Untersuchungen darüber noch ausstehen. Da bei der normalen Zygosporenbildung Kernverschmelzungen auftreten, — vorausgesetzt daß man den eben angeführten Ergebnissen von Dangeard Allgemeingültigkeit für alle sexuellen Zygomyceten zusprechen darf — so wäre es sehr wohl denkbar, daß auch in der reifenden Azygospore die Kerne paarweise miteinander kopulierten. In der Tat gibt auch Vuillemin (1900) an, solche Kernverschmelzungen in den Azygosporen von *Entomophthora gloeospora* beobachtet zu haben, was freilich Olive (1906, p. 205) bei der Nachuntersuchung nicht bestätigen konnte.[3]) Sollte der negative Befund von Olive den Tatsachen entsprechen, dann müßte man allerdings in der Azygosporenbildung einen der Parthenogenesis sehr nahe stehenden Prozeß erblicken. Finden aber tatsächlich auch in der Azygospore Kernfusionen statt, dann wäre das wohl weder als Pseudomixis noch als eine Art Autogamie aufzufassen, sondern als Parthenomixis in dem p. 28 definierten Sinne. Ehe aber die Tatsachen nicht genau festgestellt sind, hat es wenig Zweck, diese Frage eingehend zu diskutieren.

Unter den Oomyceten ist die Parthenogenesis verhältnismäßig weit verbreitet, wir können sie geradezu mit Lotsy (1907, p. 151) in zwei Gruppen einteilen, von denen bei der einen echte Befruchtung herrscht, während diese bei der anderen fast vollkommen durch Parthenogenesis abgelöst ist. Die erste Gruppe ist die der Peronosporeae, die zweite die der Saprolegnieae. Wir haben es also hier allein mit den Saprolegnieen zu tun. Von ihnen nahm man sogar, nachdem zuerst Pringsheim (1874, p. 192) festgestellt hatte, daß Saprolegnia-Arten imstande sind, Oosporen ohne Befruchtung aus-

---

[1]) *Mucor neglectus* ist nach Vuillemin (1907, p. 29) nur eine apomiktisch gewordene Form von *Zygorhynchus heterogamus*. Auch *Zygorhynchus Moelleri* bildet nach demselben Autor Azygosporen.

[2]) Man vergleiche dazu die Ausführungen von Vuillemin (1907, p. 27ff.). Besonderes Interesse und genauere Nachprüfung verdient dessen Angabe (l. c., p. 31), daß er auf *Spinellus chalybeus*, der auf einer *Mycena* schmarotzte, und der an sich agam ist, Zygosporen fand, die unter dem Einfluß des gleichzeitig auf derselben *Mycena* wachsenden *Spinellus macrocarpus* entstanden sein sollen. Vuillemin sieht nun aber in diesen Zygosporen keine hybride Bildung, sondern betrachtet sie als Azygosporen von *Spinellus chalybeus*, die sich infolge der „excitation sexuelle" des *Spinellus macrocarpus* gebildet hätten.

[3]) Die Arbeiten von Riddle (1906 a und b) waren mir unzugänglich.

Digitized by Google

zubilden, bis vor wenigen Jahren allgemein an, daß bei ihnen überhaupt keine Befruchtung vorkäme, obwohl es längst bekannt war, daß bei vielen Arten neben den Oogonien auch typisch ausgebildete Antheridien vorhanden sind.

Diese treiben, wie es in Fig. 2 für *Achlya racemosa* Hildebr. dargestellt ist, zarte schlauchförmige Ausstülpungen, die, genau wie die echten Befruchtungsschläuche etwa bei *Pythium*, in das Oogonium hineindringen und sich je einem Ei fest anpressen. Es liegt aber, wie de Bary (1884, p. 154) sagt, „kein Grund vor, sie für wirklich befruchtende Organe zu halten. Dies um so weniger, als ihre Bildung zwar bei manchen Arten, z. B. *Achlya polyandra*, *Saprolegnia monoica*, immer in der beschriebenen Form verläuft; als es aber andere Arten gibt, bei welchen neben den beschriebenen Erscheinungen, an denselben Stöcken, Antheridien ohne Befruchtungsschlauch, oder gänzlich antheridienfreie Oogonien (z. B. *Aphanomyces scaber*, *Saprol. hypogyna*) häufig sind, und endlich manche, den erstgenannten sonst äußerst ähnliche Arten oder Rassen Antheridien überhaupt nie, oder höchstens als überaus seltene Ausnahme entwickeln. Die Ei- und Oosporenbildung aber verläuft in allen diesen Fällen bis in die kleinsten Einzelheiten gleich."

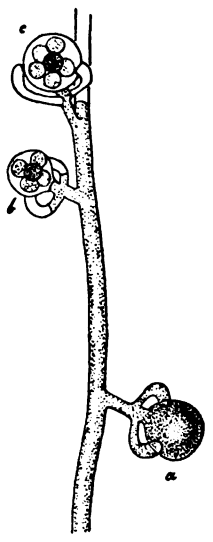


Fig. 2. *Achlya racemosa*. Fruchtzweig mit drei Oogonien nebst Antheridienästchen; a noch vor, b und c nach Abgrenzung von Oogon und Antheridium, b mit sechs, c mit sieben Eiern. (Nach de Bary 1884, Fig. 69 A, p. 153.)

Diese Auffassung, wonach also den Saprolegnieen überhaupt keine echte Befruchtung mehr zukäme, hat sich nun allerdings nicht in dieser allgemeinen Fassung aufrecht erhalten lassen.

Zwar ist es sicher, daß es Formen gibt, bei denen überhaupt keine Antheridien auffindbar sind, so *Saprolegnia monilifera* oder die von Davis (1903) genau untersuchte *Saprolegnia mixta* forma *agama*, bei denen das Oogonium also sicher auf apomiktischem Wege reifen muß. Auch das läßt sich nicht bezweifeln, daß bei manchen Arten zwar Antheridien, aber aus diesen keine Befruchtungsschläuche entstehen, und es ist auch wahrscheinlich, daß, so wie es de Bary für *Achlya racemosa* schildert, die Befruchtungsschläuche sich zwar eng an die Eier anpressen, aber keinen geformten Inhalt in dieses übertreten lassen. Aber unbedingt verallgemeinern läßt sich das nicht mehr, seit Trow (1904, p. 552) bei *Achlya debaryana* nachwies, daß (vgl. Fig. 3) der Befruchtungsschlauch sich an der Berührungsstelle mit dem Ei öffnet, um einen Spermakern in dieses eindringen zu

Digitized by Google

lassen, der mit dem Eikern verschmilzt. Es kommt darnach doch auch bei den Saprolegnieen (wenigstens bei *Achlya*, bei *Saprolegnia* ist Entsprechendes bisher noch nicht nachgewiesen) echte Befruchtung vor, und bis auf weiteres wird man daher nur diejenigen Saprolegnieen sicher als parthenogenetisch ansehen dürfen, bei denen keine Antheridien oder wenigstens keine Befruchtungsschläuche gebildet werden.

Zum mindesten gilt das vorerst unbedingt, soweit habituelle Parthenogenesis in Betracht kommt. Fakultativ parthenogenetisch können natürlich aber auch diejenigen Arten sein, bei denen normalerweise eine regelrechte Befruchtung erfolgt. Und das ist denn auch nach den Untersuchungen von Klebs (1899, p. 562) der Fall.

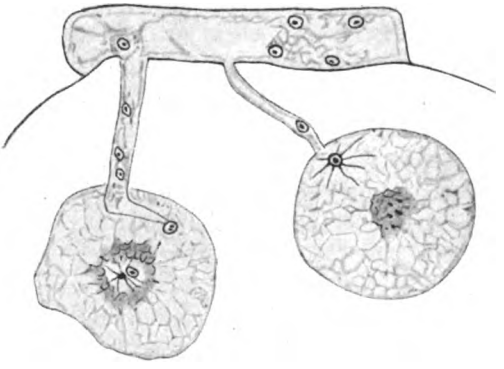


Fig. 3. *Achlya debaryana.* Schnitt durch ein Oogon mit Antheridium, den Moment der Befruchtung der Eier zeigend. (Nach Trow 1904, Taf. 36, Fig. 26.)

Klebs fand nämlich bei *Saprolegnia mixta*, daß diese Species unter gewissen Kulturbedingungen, z. B. bei Kultur in reinen Lösungen von Hämoglobin, saurem äpfelsaurem Ammon und Leucin, gar keine Antheridien mehr ausbilden kann, während normalerweise bis zur Hälfte der Oogonien mit Antheridien besetzt sein können. Trotz dieses völligen Mangels der männlichen Organe entstehen in den Oogonen zahlreiche Oosporen, die sich in keiner Hinsicht von den befruchteten Oosporen zu unterscheiden scheinen. Man kann, wie das Klebs auch tut, hieraus schließen, daß bei *Saprolegnia mixta* fakultative Parthenogenesis möglich ist.

Freilich sind diese Versuche nicht eindeutig, da eben *Saprolegnia mixta* eine Species ist, bei der auch unter den normalen Bedingungen am natürlichen Standorte sich ein Teil der Oogonien parthenogenetisch entwickelt; Klebs (1899, p. 563) fand, daß auf dem natürlichen Substrat, z. B. auf toten Fliegen, nur etwa 10 bis 20 Proz. aller Oogonien mit Antheridien besetzt waren. Nun wird, wie Klebs mit

Digitized by Google

de Bary annimmt, die Bildung der Antheridien höchstwahrscheinlich durch einen von den Oogonien ausgehenden chemischen Reiz veranlasst, und wenn daher unter gewissen Kulturbedingungen keine Antheridien entstehen, so braucht das nicht daran zu liegen, daß, wie Klebs (l. c., p. 564) ausführt, durch diese Kulturbedingungen die Oogonien in einen Zustand versetzt werden, in dem sie nicht fähig sind, den für die Antheridienbildung nötigen Stoff auszuscheiden, sondern es kann auch darauf beruhen, daß bei *Saprolegnia mixta* von vornherein zweierlei Arten von Oogonien entstehen können: parthenogenetische und der Befruchtung bedürftige. Nimmt man nun an, daß nur die letzteren die für die Antheridienentstehung maßgebenden Substanzen ausscheiden können, so würde das völlige Ausbleiben der Antheridienbildung bei der Hämoglobinkultur bedeuten, daß eben nur parthenogenetische Oogonien unter diesen Kulturbedingungen zur Ausbildung kommen, gar keine befruchtungsbedürftigen mehr. Dann aber würden die Versuche von Klebs nicht mehr die Befähigung der *Saprolegnia mixta* zu fakultativer Parthenogenesis beweisen, sondern eben nur ein Hinweis darauf sein, daß bei dieser Art — ähnlich wie bei *Thalictrum purpurascens* — habituelle Parthenogenesis neben normaler Amphimixis vorhanden ist, und daß man es durch Variieren der Kulturbedingungen in der Hand hat, die eine der beiden Fortpflanzungsarten bei völliger Unterdrückung der anderen zur alleinigen Herrschaft zu bringen. — Bei dieser Sachlage wäre es erwünscht, daß die Versuche von Klebs auf eine Saprolegniee ausgedehnt würden, die, wie das bei *Achlya debaryana* der Fall zu sein scheint, obligatorisch amphimiktisch — unter „normalen" Kulturbedingungen — ist.

Wie die Oosporenbildung ohne Befruchtung bei den Saprolegnieen aufzufassen ist, ob als echte Parthenogenesis oder als pseudomiktischer Vorgang, kann nicht sicher entschieden werden, ehe nicht genaue cytologische Untersuchungen über die Kernverhältnisse der apomiktischen Oosporen im Vergleich zu denen der amphimiktischen vorliegen. Bisher ist, soviel mir bekannt, nur *Saprolegnia mixta* forma *agama* durch Davis (1903) untersucht worden, und zwar in einer sicher antheridienfreien Reinkultur, so daß alle sich darin entwickelnden Oosporen apomiktisch entstanden sein mußten. Davis fand, daß in dem von Anfang an vielkernigen Oogonium eine Anzahl Ovocentren auftreten, in denen je ein Kern erhalten bleibt, während die anderen Kerne degenerieren. So entstehen einkernige Eier, in denen sich der Kern nachträglich noch erheblich vergrößert. Doch kam es auch vor, daß zwei Ovocentren zur Bildung eines Eies herangezogen wurden, welches Ei dann zweikernig war. Irgendwelche Kernverschmelzungen, die man etwa als pseudomiktischen, die sexuelle Karyogamie ersetzenden Vorgang deuten könnte, scheinen also wenigstens bei dieser

Digitized by Google

Species nicht einzutreten. Inwieweit man das aber verallgemeinern darf, bleibt zweifelhaft, wie denn überhaupt ein definitives Urteil über die Parthenogenesis der Saprolegnieen sich bei dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse darüber noch nicht abgeben läßt. —

Bei *Basidiobolus ranarum* Eidam, einem Pilze, dessen Stellung im System noch nicht völlig geklärt erscheint, der aber verschiedene Beziehungen zu den Phycomyceten aufweist und daher als Anhang zu diesen erwähnt sei, beobachtete Raciborski (1896, p. 125) unter gewissen, aber nicht näher präzisierten Bedingungen

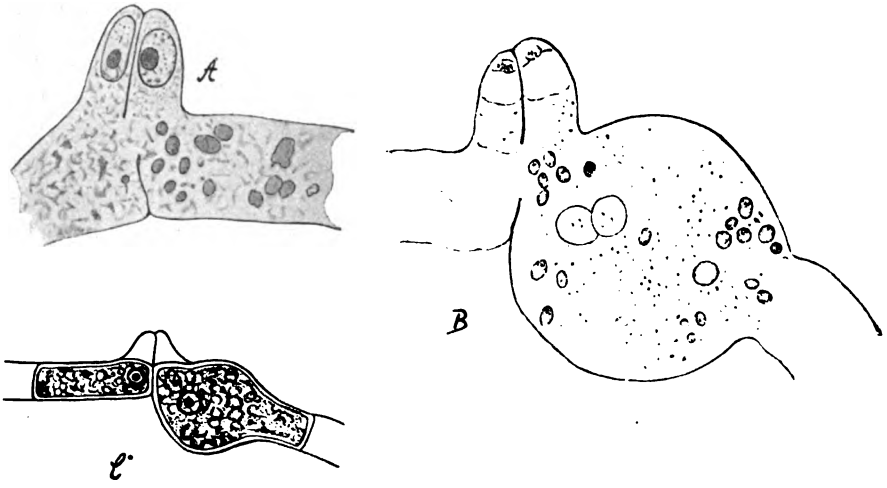


Fig. 4. *Basidiobolus ranarum.* A und B. Zwei Stadien der normalen Zygosporenbildung (nach Fairchild 1897, Taf. 13, Fig. 1 und Taf. 14, Fig. 12). — C. Azygosporenbildung (nach Raciborski 1896, Fig. 11, p. 125).

die Entstehung von Azygosporen. In welcher Weise sie vor sich geht, erhellt unmittelbar aus Fig. 4, in der die Azygosporenbildung (C) neben der normalen Zygotenbildung (A und B) dargestellt ist, und die keiner weiteren Erläuterung bedarf.

Sehr interessante, aber auch noch nicht gänzlich geklärte Verhältnisse finden wir bei den Ascomyceten (inkl. den Ascolichenen).

Die berühmte alte Streitfrage, ob die Ascomyceten Sexualität besitzen oder nicht, eine Frage, die bekanntlich zuerst von de Bary bejaht, und vor allem von Brefeld verneint wurde, ist heute dank der Anwendung der modernen cytologischen Untersuchungsmethoden auf sie (zuerst von Harper 1895) wohl definitiv zugunsten der de Bary'schen Auffassung entschieden worden. Es kann nicht mehr

Digitized by Google

bezweifelt werden, daß unter den Ascomyceten, die ja eine sehr arten- und formenreiche Gruppe darstellen, eine sehr große Anzahl typische Sexualität besitzen. Zwar sind naturgemäß vorerst noch nicht sehr viele Genera untersucht worden, doch rechtfertigen die vorliegenden Untersuchungen die eben ausgesprochene Behauptung zur Genüge.

Wir können nun selbstverständlich an dieser Stelle nicht eine ins einzelne gehende Übersicht über die verschiedenen Typen der Sexualität der Ascomyceten geben, sondern müssen in dieser Hinsicht auf die zusammenfassenden Darstellungen von Claußen (1906), Overton (1906), Lotsy (1907) und anderen verweisen. Hier muß nur als eins der wichtigsten und uns in erster Linie interessierenden Ergebnisse der modernen Ascomycetenforschung angeführt werden, daß nicht nur das Bestehen echter Amphimixis in dieser Pilzgruppe, sondern auch das von Apomixis als sichergestellt gelten muß. Die Zahl der apomiktischen Ascomyceten und Ascolichenen ist sogar wahrscheinlich ziemlich groß. Die wichtigsten der genauer untersuchten Fälle sollen im folgenden kurz zusammengestellt werden, ohne daß übrigens unsere Zusammenstellung auf absolute Vollständigkeit Anspruch machte.

Man kann annehmen, daß das Vorhandensein typischer Sexualität das Ursprüngliche bei den Ascomyceten war, sodaß also diejenigen Formen, bei denen sie heute nicht mehr oder nur in reduzierter Form nachweisbar ist, als abgeleitete zu gelten haben, als Arten also, die nicht von vornherein und jederzeit asexuell waren, die vielmehr die geschlechtliche Fortpflanzung zu gunsten einer apomiktischen Vermehrungsweise eingebüßt haben. Der Grad, bis zu dem dabei bei den verschiedenen Arten die Sexualorgane rudimentär geworden oder ganz verschwunden sind, ist ein sehr verschiedener; man kann eine Stufenleiter aufstellen, in der von Formen, bei denen die Sexualorgane noch anscheinend typisch ausgebildet, aber nicht mehr funktionsfähig sind, bis zu anderen, bei denen sie völlig verschwunden sind, alle Zwischenstufen vorhanden sind. Und es ist zu erwarten, daß die etwa noch vorhandenen Lücken durch die fortschreitende Forschung bald ausgefüllt werden.

Die normale geschlechtliche Fortpflanzung besteht bei den Ascomyceten bekanntlich darin, daß Antheridien und Oogonien (Ascogone, Carpogone) zur Ausbildung kommen, in denen männliche und weibliche Kopulationszellen entstehen; durch deren Vereinigung bildet sich dann das Ascus erzeugende Organ. (Die Kernverschmelzung im jugendlichen Ascus können wir nicht für einen sexuellen Vorgang ansehen; eine ausführliche Begründung dieser Ansicht würde hier zu weit führen. Man vergleiche übrigens Anm. 1, p. 7 ff.) Es ist dabei für uns von nebensächlicher Bedeutung, ob die Antheridien Spermatien enthalten, die Carpogone dementsprechend eine Trichogyne

Digitized by Google

tragen, oder ob es die Ausbildung eines Befruchtungsschlauches den männlichen Elementen ermöglicht, zum Oogonium zu gelangen. Zu bemerken ist noch, daß die Befruchtungselemente einkernig, aber auch mehrkernig sein können, in welch letzterem Falle die männlichen und weiblichen Kerne entweder je paarweise miteinander verschmelzen oder aber bis auf je einen Kopulationskern degenerieren.

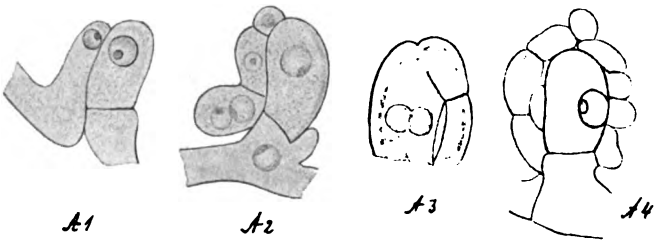


Fig. 5 A. *Sphaerotheca castagnei.* 1. Oogonium und Antheridiumzweig mit je einem Kern. Antheridiumzweig noch nicht vom Mycelfaden abgetrennt. — 2. Antheridiumzelle von der Stielzelle abgetrennt. — 3. Zellwand zwischen Antheridium und Oogonium aufgelöst. Eikern und Antheridiumkern nebeneinander im Oogonium. — 4. Befruchtetes Oogonium mit der ersten Schicht Hüllfäden, die aus der Stielzelle entstanden sind. (Nach Harper 1895, Taf. 39, Fig. 1, 4, 7 und 10.)

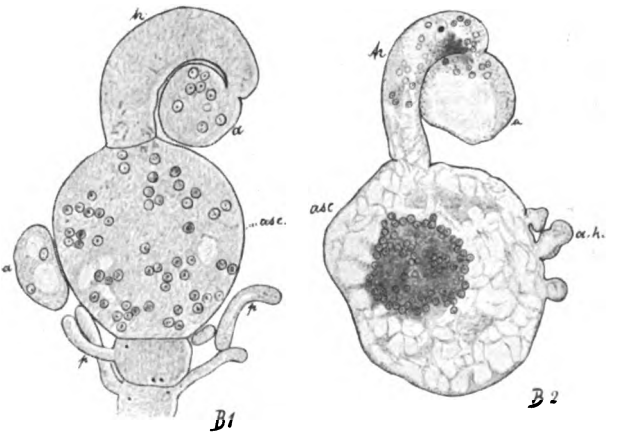


Fig. 5 B. *Pyronema confluens.* 1. Antheridium (a) und Ascogon (asc) im Längsschnitt. Die Wand zwischen Antheridium und Trichogyne (tr) ist aufgelöst; die Trichogynkerne als desorganisierte Reste noch erkennbar. p hüllbildende Hyphen. — 2. Die Wandung zwischen der Trichogyne (tr) und dem Ascogon (asc) ist aufgelöst; die männlichen Kerne auf der Wanderung zum Ascogon. ah ascogene Hyphen. (Nach Harper 1900, Taf. 19, Fig. 10 und 15.)

Von den apomiktischen Ascomyceten stehen nun den sexuell gebliebenen zweifellos am nächsten solche Arten, bei denen die Sexualorgane noch in typischer Ausbildung vorhanden sind, bei denen es aber nicht mehr zur eigentlichen Kopulation kommt. Hierher gehört

Digitized by Google

Polystigma rubrum (Pers.) DC, eine auf Prunus-Blättern schmarotzende Hypocreacee. Sie besitzt Carpogone mit Trichogynen und Spermogonien mit Spermatien. „An der Spitze dieser Trichogyne hat man öfters Spermatien kleben sehen, Kopulation wurde aber nie beobachtet. Nach verhältnismäßig langer Zeit sterben die Trichogynen ab und das Ascogon vergrößert seine Zellen, während die Peritheciumanlage überhaupt an Größe zunimmt. Dann tritt ein Ruhestadium ein, welches den ganzen Winter anhält. Auf den abgefallenen Blättern bildet im Frühjahr jede Ascogonzelle ascogene Hyphen, welche in üblicher Weise Asci bilden. Hier liegt also Parthenogenese vor" (Lotsy 1907, p. 424). Wir werden dies Verhalten in der Tat als Parthenogenesis bezeichnen müssen, denn es entsteht ein Sporophyt (ascogene Hyphen und Asci) ohne Befruchtung aus dem Ei; ob aber somatische oder generative Parthenogenesis vorliegt, das läßt sich natürlich erst entscheiden, wenn die Kernverhältnisse durch cytologische Untersuchung genau bekannt geworden sind. Es ist übrigens auch die Möglichkeit im Auge zu behalten, daß eine Art pseudomiktischer Kernverschmelzung eingreift, wie bei der sich hier anschließenden von Fraser (1907) näher studierten *Lachnea* (*Peziza*) *stercorea* Pers. Auch bei diesem Pilz trägt das vielkernige Ascogonium eine Trichogyne, die vier- bis sechszellig ist, und mit deren Endzelle gelegentlich ein ebenfalls mehrkerniges Antheridium verschmilzt. Da aber seine Kerne doch nicht in das Ascogonium gelangen, und überdies die Antheridien häufig nicht gut ausgebildet erscheinen, kann man in diesem Verhalten keinen normalen Sexualvorgang erblicken. Als Ersatz für die ausbleibende Befruchtung verschmelzen nun hier die Ascogonkerne paarweise unter sich, ein Vorgang, der an die von Vuillemin beschriebenen Kernfusionen in den Azygosporen von Entomophthora erinnert (vgl. p. 20), und den wir auch noch bei anderen nicht mehr typisch sexuellen Ascomyceten wiederfinden werden.

Er ist nicht leicht zu deuten. Daß er als Ersatz für die ausbleibende Befruchtung aufzufassen ist, erscheint zwar sicher, und auf den ersten Blick mag es als das Nächstliegende erscheinen, ihn als Parallelvorgang zur Pseudomixis mancher Farne (vgl. p. 59) anzusehen, wie dies auch Fraser (1908, p. 42) tut. Aber die beiden Vorgänge lassen sich doch unseres Erachtens nicht ohne weiteres miteinander vergleichen. Vor allem deshalb nicht, weil sich hier die entscheidenden Vorgänge innerhalb des weiblichen typisch gestalteten Organs abspielen, so daß wie bei der echten Parthenogenesis der Sporophyt aus der unbefruchteten (oder wenigstens nicht durch eine andere Keimzelle befruchteten) Eizelle hervorgeht, während bei der Pseudomixis nur rein vegetative, nicht als Keimzellen differenzierte Elemente beteiligt sind. Reine Parthenogenesis kann indessen auch

Digitized by Google

nicht vorliegen, da die Kernfusionen doch sicherlich sexueller Natur sind. So sagen denn auch Blackman und Fraser (1905, p. 362) von dem weiblichen Coenogameten der hierhergehörigen Ascomyceten, daß es „possesses a very striking property — the capacity of fertilize itself". Da der Terminus Autogamie bereits in anderem Sinne verwendet wird, möchte ich vorschlagen, dies Verhalten als Parthenomixis zu bezeichnen. Sie ist nur dort selbstverständlich möglich, wo die Eizelle vielkernig ist, und theoretisch ebenso wie für die weibliche auch für die männliche Keimzelle denkbar, so wie ja auch eine Parthenogenesis der Spermazelle möglich und wohl auch hie und da vorhanden ist. Die Parthenomixis ist keine echte Amphimixis, da für diese das Verschmelzen zweier Keimzellen erforderlich ist, und auch keine echte Parthenogenesis, da diese ohne Kernfusionen vor sich geht. Aber sie hat, wie auch im Terminus zum Ausdruck kommt, mit beiden Fortpflanzungsarten Gemeinsames: mit der Amphimixis die Kernverschmelzungen, mit der Parthenogenesis den Umstand, daß sich die morphologisch typisch gestaltete Eizelle spontan, ohne Einwirkung eines männlichen Elementes zum Sporophyten entwickelt. Nach analogen Vorgängen etwa bei höheren Pflanzen suchen zu wollen, wäre natürlich zwecklos, da die Parthenomixis ein Prozeß sui generis ist, der nur bei Organismen mit mehrkernigen Keimzellen verwirklicht sein kann, und der bei diesen wohl aufgetreten ist, weil eben die paarweise parthenomiktische Kernverschmelzung einen naheliegenden und verhältnismäßig einfachen Weg darstellt, die sonst nur durch amphimiktische oder pseudomiktische Kernverschmelzung erreichbare Verdoppelung der Chromosomenzahl auf den für den Sporophyten normalen Status zu erzielen.

In gewisser Hinsicht läßt sich die Parthenomixis auch als ein Übergangsstadium zur reinen Pseudomixis auffassen. Denn Pseudomixis würde vorliegen, wenn die Zelle des Gametophyten, die als Ausgangspunkt für den Sporophyten dient, und in der die Kernfusionen stattfinden, sich äußerlich in nichts von benachbarten vegetativen Zellen unterscheidet. Phylogenetisch wäre auch sie aber vielleicht als Ascogonzelle aufzufassen. Ein solcher Fall scheint bei *Humaria rutilans* Fries vorzuliegen, die von Fraser (1908) näher untersucht wurde. Hier werden gar keine Sexualorgane mehr ausgebildet, die ascogenen Hyphen gehen vielmehr aus Mycelzellen hervor, in denen sich beim Entwicklungsbeginn zahlreiche Kernverschmelzungen auffinden lassen. Die miteinander fusionierenden Kerne entstammen aber nicht ausschließlich derselben von Anbeginn an multinukleären Mycelzelle, sondern gelegentlich auch einer Nachbarzelle, aus der sie übergewandert sind. Das ist also echte Pseudomixis im Sinne unserer Definition, und für die Auffassung, daß Parthenomixis dann, wenn das Ascogon auch äußerlich den Charakter

Digitized by Google

einer weiblichen Sexualzelle völlig verliert, in Pseudomixis übergehen kann, spricht es gewiß, daß sich in der gleichen Gattung Humaria eine andere Art findet, *Humaria granulata*, die noch typisch parthenomiktisch ist (Blackman und Fraser 1905, vgl. p. 30).

Es ist wahrscheinlich, daß sich von den Ascomyceten, bei denen sich die Bildung der ascogenen Hyphen nicht auf Sexualorgane zurückführen läßt, eine große Anzahl ebenso wie *Humaria rutilans* verhält, also pseudomiktisch ist. Möglich ist aber natürlich auch, daß Apogamie vorliegt, daß also die Entstehung des Sporophyten — als solcher ist die Summe der ascogenen Hyphen ja stets aufzufassen, ganz gleichgültig, welche Chromosomenzahl ihre Kerne führen — einfach dadurch vor sich geht, daß eine vegetative Mycelzelle des Gametophyten ohne Kernverschmelzungen irgendwelcher Art zur ascogenen Hyphe wird. Propagation kann das natürlich nicht sein, da diese ja stets die gleichnamige Generation liefert. Ob nun Pseudomixis oder Apogamie bei diesen Ascomyceten ohne Sexualorgane vorliegt, kann natürlich in jedem einzelnen Falle nur die cytologische Untersuchung entscheiden. *Claviceps*, *Cordiceps*, *Nectria*, *Pleospora*, *Teichospora*, *Teichosporella*, *Usnea*, *Xylaria* und viele andere Arten wären hier als der näheren Untersuchung bedürftig zu nennen.

Die nächste Stufe der Reduktion ist die, daß zwar noch Antheridien und Carpogone entstehen, daß den letzteren aber die Trichogyne fehlt. Dieser Fall scheint besonders unter den flechtenbildenden Ascomyceten verbreitet zu sein, wie zuerst von Fünfstück (1884) gefunden wurde. Seine Ergebnisse sind von Baur (1904) bestätigt worden. Darnach finden sich bei den Flechtengattungen *Peltigera*, *Peltidea*, und *Nephroma* Spermatien und auch Carpogone, aber die letzteren tragen keine Trichogyne, und die ascogenen Hyphen entstehen also ohne Mitwirkung der männlichen Elemente. Übrigens stellt *Nephroma* schon einen Übergang dar zu der nächsten Gruppe, indem bei ihr die Spermatienentwicklung schon unnormal verläuft. Das ist zwar bei *Peltigera* nicht der Fall, doch können hier die an sich nicht sehr zahlreichen Spermatien auch abgesehen vom Fehlen der Trichogyne nichts mit der Befruchtung zu tun haben, da bei dieser Gattung die Rinde bis zur Bildung der Asci über dem Apothecium geschlossen bleibt. Einzelheiten hinsichtlich der Kernverhältnisse sind auch hier noch völlig unbekannt.

Als letzte Gruppe von Ascomyceten mit reduzierten Sexualorganen sind schließlich diejenigen Formen zusammenzufassen, bei denen die männlichen Organe völlig geschwunden und nur noch Ascogone vorhanden sind. Hier ist zunächst *Thelebolus stercoreus* Tode zu nennen, bei dem Ramlow (1906) konstatierte, daß Antheridien völlig fehlen, so daß also von einer normalen Befruchtung keine Rede sein kann. Das junge Ascogon ist wie die vegetativen Zellen des Mycels ein-

Digitized by Google

kernig, sein Kern teilt sich mehrfach, bis das Ascogon achtkernig ist, und dann tritt durch Querwandbildung eine Einteilung des Ascogons in Zellen ein, derart, daß eine von diesen Zellen zweikernig wird. Aus ihr entwickelt sich der Ascus. Man muß dieses Verhalten wohl, wie das auch Lotsy (1907, p. 577) tut, als Parthenogenesis auffassen; fraglich bleibt aber, da Chromosomenzählungen nicht vorgenommen wurden und bei der Kleinheit der Kerne auch sehr schwer exakt anzustellen sein dürften, ob generative oder somatische Parthenogenesis vorliegt.

Die zweite genauer untersuchte Form, die in diese Gruppe gehört, ist *Humaria granulata* Quél, die von Blackman und Fraser (1905) untersucht worden ist. Sie ist ebenfalls durchaus antheridienlos, und trotzdem bildet ihr Ascogon regelmäßig ascogene Hyphen. Alle Zellen dieses Discomyceten, also auch das Ascogonium, sind vielkernig, und da in dem jugendlichen Ascogonium Kernverschmelzungen beobachtet wurden, so haben wir es hier mit Parthenomixis in dem früher gekennzeichneten Sinne (vgl. p. 28) zu tun.

Sehr wahrscheinlich wird sich bei fortschreitender Untersuchung die Zahl der sich an die besprochenen Arten anreihenden Formen noch sehr vermehren; bisher sind, soviel ich sehe, die einigermaßen genau untersuchten Species mit den von uns behandelten erschöpft. Groß ist, wie man sieht, und wie begreiflich ist, ihre Zahl noch nicht. Wir haben sie aus rein äußeren Zweckmäßigkeitsgründen eingeteilt in Gruppen je nach dem Grade der Reduktion, in dem sich die nicht mehr normal funktionierenden Sexualorgane befinden, und hätten nun als letzte Gruppe mit der weitestgehenden Reduktion diejenigen Arten zu besprechen, bei denen überhaupt keine Sexualorgane mehr zur Ausbildung kommen. Wir haben diese indessen schon im Anschluß an *Humaria rutilans* angeführt (vgl. p. 29), und da ausführlichere Untersuchungen über sie, die eine genaue Rubrizierung ermöglichten, noch ausstehen, so sei nur kurz darauf hingewiesen, daß in dieser Gruppe selbstverständlich Parthenogenesis und Parthenomixis ausgeschlossen sind und nur entweder Pseudomixis oder Apogamie möglich sind.

Ehe wir die Ascomyceten verlassen, müssen wir noch kurz auf die Spermatienkeimung eingehen, da sie vielleicht als „männliche Parthenogenesis“ anzusehen ist. Es gelang bekanntlich Moeller (1887 und 1888), die Spermatien einiger Flechten (Arten von *Buellia*, *Opegrapha*, *Calicium* und *Collema*) in Nährlösung zum Keimen zu bringen. Er schloß daraus, daß sie nicht als männliche Keimzellen, sondern als Pyknosporen zu bezeichnen wären. Aber dieser Schluß ist durchaus nicht zwingend.

Denn erstens ist, worauf Baur (1901, p. 329) mit Recht hinweist, das kümmerliche Auswachsen der *Collema*-Spermatien zu einem kurzen

Digitized by Google

verzweigten Schlauche kaum als Keimen zu bezeichnen, zweitens und vor allem aber beweist, wie schon mehrfach bemerkt wurde, das Keimen eines Spermatiums zu einem anscheinend normalen Thallus nichts gegen die Keimzellnatur des betreffenden Spermatiums, sondern tut höchstens seine Befähigung zu parthenogenetischer Entwicklung dar. Diejenigen Ascomyceten-Spermatien, die unter gewissen Kulturbedingungen für sich zu einem Thallus auswachsen können, würden also Beispiele für die Möglichkeit einer Parthenogenesis auch der männlichen Keimzelle liefern, wie sie z. B. bei *Ec ocarpus* unter den Algen vorhanden ist. Die Untersuchungen darüber verdienten wohl, bei der Seltenheit und der theoretischen Wichtigkeit der Erscheinung, neu aufgenommen zu werden. —

Was nun endlich die Basidiomyceten anbelangt, so sind die Verhältnisse bei ihnen doch noch zu wenig geklärt, um eine einigermaßen sichere Deutung der bei ihnen vorkommenden Kernverschmelzungen zu erlauben. Am wahrscheinlichsten erscheint es bei dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse wohl, daß sie als Pseudomixis anzusehen ist. Doch soll, ehe nicht mehr Formen genau untersucht sind, hier auf eine nähere Diskussion verzichtet und auf die Erörterungen von Lotsy (1907, p. 628 ff.) verwiesen werden.

C. Moose.

Unter den Bryophyten sind bisher noch keine Fälle von Parthenogenesis und Apogamie sichergestellt worden. Die einzige mir bekannt gewordene Angabe, die sich auf die Parthenogenesis der

Lebermoose

bezieht, rührt von Dachnowski (1907, p. 283) her, der zunächst für *Marchantia polymorpha* erwies, daß natürliche, spontane Parthenogenesis bei ihr nicht vorkommt. Über seine Versuche, bei dieser Species experimentell künstliche Parthenogenesis hervorzurufen, berichtet er: „In vereinzelten Fällen wurde diese Form der ungeschlechtlichen Vermehrung bis zu einem gewissen Stadium künstlich erzeugt. Doch die bisherigen Beobachtungen sind so zweifelhaft, die Einwirkung der benutzten Nährlösungen war so verschieden, daß die Vermehrung durch natürliche Parthenogenese noch nicht konstatiert ist."

Bei *Anthoceros laevis* hat Lang (1901) Anfänge einer aposporen Entstehung von Gametophytengewebe aus Sporogonzellen beobachtet. Da Aposporie und Apogamie oder Parthenogenesis häufig miteinander verknüpft sind, wäre es nicht undenkbar, daß die Fortsetzung solcher Versuche zur Entdeckung einer der beiden Apomixis-Arten auch bei Lebermoosen führen könnte.

Digitized by Google

Laubmoose.

Für Laubmoose liegt die folgende Angabe von Kerner (1891, p. 460) vor:

„Bei den Moosen ist Parthenogenese eine nichts weniger als seltene Erscheinung .... Es gibt mehrere Arten, von welchen in einer bestimmten Gegend nur Exemplare mit Fruchtanlagen, in einer anderen, und zwar oft Hunderte von Meilen entfernt, nur Exemplare mit Antheridien, vorkommen. Solche Arten sind z. B. *Paludella squarrosa*, welches Moos in Nordtirol nur mit Antheridien, in Böhmen nur mit Fruchtanlagen vorkommt, *Grimmia Hartmanni*, welches man in den Alpen mit Antheridien, in den Karpathen mit Fruchtanlagen findet. *Neckera Besseri*, *Aulacomium turgidum*, *Bryum alpinum* und *Duvalii*, *Didymodon ruber*, *Barbula recurvifolia*, *Amphoridium Mougotii*, *Mnium insigne*, *Pterogonium gracile*, *Hypnum rugosum*, *Thuidium abietinum* sind noch einige weitere Beispiele, die hier eingehender zu behandeln der Raum nicht gestattet. Es ist unmöglich, daß die Fruchtanlage eines in den Karpathen wachsenden Moosrasens durch die Spermatozoiden aus den Antheridien eines in den Alpen wachsenden Moosrasens befruchtet werde, und wenn daher dennoch Früchte aus den Fruchtanlagen hervorgehen, so kann das nur auf dem Wege der Parthenogenese geschehen. Allerdings sind bei allen obengenannten Moosen reife Früchte selten; aber genug an dem, sie kommen vor und zwar unter Verhältnissen, wo mit Bestimmtheit gesagt werden kann, daß eine Befruchtung nicht vorhergegangen ist."

Diese Angaben von Kerner, die er unverändert auch in die zweite, 1896 erschienene Auflage seines Werkes übernommen hat, können aber nicht als genügend begründet angesehen werden. Es ist zunächst nicht ausgeschlossen, daß selbst bei Arten mit lokal getrennten Geschlechtern regelrechte Befruchtung erfolgen kann, da Insekten als Überträger von Spermatozoiden dienen können (Ruhland 1900, p. 219). Ferner ist bei Laubmoosen wie bei höheren Pflanzen „das Auftreten einzelner Zwitterblüten bei ein- oder zweihäusigen Arten gar nicht selten" (Limpricht 1890, p. 37), und es müßte also, ehe von den citierten Arten mit Sicherheit behauptet werden könne, sie seien unter Umständen parthenogenetisch, erst sicher nachgewiesen sein, daß bei ihnen Zwitterblüten niemals vorkommen. Ihr verhältnismäßig sehr seltenes Fruktifizieren spricht aber gerade dafür, daß dies doch der Fall ist. Beweisend würden unter allen Umständen erst sorgfältig ausgeführte Kulturversuche sein, und solange solche mit positivem Erfolg nicht vorliegen, müssen trotz Kerner's Angaben die Laubmoose bis auf weiteres für Gewächse gelten, bei denen weder habituelle noch fakultative Parthenogenesis vorkommt. Auch Apogamie, also das Entstehen eines Sporogons aus

Digitized by Google

irgendeiner vegetativen Zelle des beblätterten Moospflänzchens, ist nie beobachtet worden.

Näher zu untersuchen ist noch das Verhalten apospor entstandener Laubmoose.

Durch Pringsheim (1878) und Stahl (1876) wurde gezeigt, daß isolierte Sporophytenfragmente verschiedener Laubmoose (*Hypnum serpens* und *cupressiforme*, sowie *Bryum caespitosum* nach Pringsheim, *Ceratodon purpureus* nach Stahl) aus vegetativen Zellen des Sporophytengewebes Protonema bilden können, an dem in der üblichen Weise beblätterte Moospflänzchen, also Gametophyten entstehen. Da sie von diploidchromosomigen Mutterzellen abstammen, so erhebt sich die Frage, ob bei ihrer Anlage oder im Verlaufe ihrer Entwicklung vor der Bildung der Keimzellen eine Reduktionsteilung eingeschoben wird, oder ob sie durchgehends in allen Zellen, also auch in Ei und Spermatozoiden, die diploide Chromosomenzahl beibehalten. Nach den Befunden von Farmer und Digby (1907) bei aposporen Farnen ist die letztere Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen.

Durch die neuen Untersuchungen von El. und Em. Marchal (1907) wird es sogar wahrscheinlich, daß die apospor entstandenen Moos-Gametophyten in ihren Zellen Kerne mit der unreduzierten Chromosomenzahl führen. Den beiden genannten Autoren gelang es zum ersten Male, apospor entstandene Moospflänzchen bis zur Geschlechtsreife aufzuziehen. Schon Correns (1899) hatte als erster nach Pringsheim und Stahl das versucht, bei Experimenten mit zahlreichen Moosen aber nur aus Seten von *Amblystegium serpens* Protonema und an diesem Pflänzchen erhalten, über deren weiteres Verhalten er aber keine Angaben macht. Ebensowenig gibt Brizi (1892) Näheres an über die an sporophytenbürtigem Protonema entstandenen Moospflänzchen, die er an einer atrophischen Kapsel von *Funaria hygrometrica* am natürlichen Standorte beobachtete. El. und Em. Marchal gelang es nun, unter gewissen Kulturbedingungen eine ganze Reihe von Laubmoosen zur Aposporie zu veranlassen (*Amblystegium serpens* Sch. und *A. subtile* Sch.; *Barbula convoluta* Hedw. und *B. muralis* Timm.; *Bartramia pomiformis* Hedw.; *Brachythecium rutabulum* Sch.; *Bryum argenteum* L., *B. caespititium* L. und *B. capillare* L.; *Dicranoweisia cirrata* Sch.; *Funaria hygrometrica* Hedw.; *Mnium hornum* L.; *Plagiothecium denticulatum* Brid.; *Pohlia nutans* Lindb.).

Ausführlich beschrieben werden die Versuche für *Bryum caespititium*, *B. argenteum* und *Mnium hornum*, und es geht daraus hervor, daß bei diesen an sich streng diöcischen Moosen die apospor aus Seten oder zerschnittenen Kapseln durch Vermittlung von Protonema hervorgegangenen Gametophyten hermaphrodit waren. Bei asexueller Vermehrung dieser Pflänzchen durch Stecklinge wird die bisexuelle

Digitized by Google

Form beibehalten. Ob nun hier die Spermatozoen und die Eier auch diploid sind, und ob inzwischen eine Verschmelzung erfolgt und möglich ist, oder ob etwa schon bei dem Beginne der aposporen Regeneration eine Reduktionsteilung stattfindet, ist noch näher zu untersuchen. Doch spricht die Bisexualität der Blüten sicherlich für das Vorhandensein der diploiden Chromosomenzahl. Auch die Eier würden dann also diploid sein, und damit wären sie nach der Ansicht von Strasburger entwicklungsfähig, und man müßte erwarten, daß sie sich parthenogenetisch zu Sporophyten entwickelten. Nach den Berichten von Marchal, soweit sie bisher vorliegen, scheint das aber nicht der Fall zu sein. Man wird jedenfalls von dem Fortgange dieser Untersuchungen wichtige Aufschlüsse über manche der uns hier speziell interessierenden Fragen erwarten dürfen.

D. Farne.

Seit Farlow (1874) zum ersten Male nachwies, daß bei einem Farn (*Pteris cretica*) die Keimpflanze an dem Prothallium nicht aus der befruchteten Eizelle, sondern durch vegetative Sprossung entsteht, wurde dieser von de Bary (1879) Apogamie genannte Vorgang oft untersucht und sein Vorkommen bei zahlreichen Farnen festgestellt. (Man vergleiche die Zusammenstellungen bei Sadebeck (1898, p. 34), Druery (1900, p. 200) u. A.) Aber erst die neuesten Untersuchungen haben mit Hilfe der cytologischen Methoden festgestellt, daß die „Apogamie" der Farne kein einheitlicher, bei allen Farnen in gleicher Weise vor sich gehender Prozeß ist, sondern daß sie mehrere nicht unwesentlich voneinander verschiedene und daher auch voneinander zu unterscheidende Vorgänge umfaßt.

Wenn die Keimpflanze am Prothallium bei irgendeinem Farn nicht wie üblich aus der befruchteten Eizelle hervorgeht, so sind theoretisch drei Möglichkeiten andersartiger Entstehung denkbar: erstens könnte sie aus der unbefruchteten Eizelle sich entwickeln, was Parthenogenesis wäre; zweitens aus einer oder mehreren normalen Prothalliumzellen durch unmittelbares Aussprossen, was Apogamie wäre; und drittens durch das Aussprossen von Prothalliumzellen, deren Kerne je mit einem aus der Nachbarzelle herübergewanderten Kern verschmolzen sind, was Pseudomixis wäre. Alle drei Fälle kommen vor; welcher von ihnen jeweils vorliegt, kann im allgemeinen für jeden einzelnen Fall nur durch die cytologische Untersuchung entschieden werden. Der so genau untersuchten Fälle sind es aber begreiflicherweise vorerst nur wenige, und diese werden im folgenden Kapitel an den ihnen gemäß unseren Definitionen zukommenden Stellen Erwähnung finden.

Digitized by Google

Hier sei nur von der großen Schar von Farnen, deren „Apogamie" bekannt, aber noch in den Einzelheiten näher zu erforschen ist, bemerkt, daß echte Parthenogenesis kaum oder nur selten vorkommen dürfte; meistens dürfte es sich um Pseudomixis oder somatische resp. generative Apogamie handeln. Das ist insofern von theoretischer Bedeutung, als der Umstand, daß die Eizelle so selten zur apomiktischen Embryobildung herangezogen wird, darauf hinweist, daß zwischen ihr und den anderen Prothalliumzellen trotz der in ihnen allen gleichen Chromosomenzahl wesentliche Unterschiede bestehen, eine Schlußfolgerung, auf die wir später zurückkommen werden.

Über die Ursachen der apogamen oder pseudomiktischen Keimpflanzenbildung an Farnprothallien ist noch nichts Sicheres bekannt. Es ist nicht unmöglich, daß äußere Faktoren in manchen Fällen eine Rolle dabei spielen; in vielen anderen Fällen aber ist die Apogamie oder Pseudomixis zweifellos habituell und tritt unter allen Umständen ein. Auch direkte korrelative Beziehungen zum Ausbleiben der Befruchtung, etwa derart, daß beim Nichtstattfinden der Befruchtung als Ersatz auch bei sonst sexuellen Arten Apogamie oder Pseudomixis einträte, sind offenbar nicht vorhanden: werden die Eier in den Archegonien eines Farnes alle nicht befruchtet, so geht das ganze Prothallium zugrunde oder bildet höchstens propagative Wucherungen, wie z. B. bei *Pilularia* von Arcangeli (1876) experimentell festgestellt wurde.

Daß auch bei Eusporangiaten vielleicht Apogamie vorkommen kann, läßt sich auf Grund einer Beobachtung von Jeffrey (1896, p. 284) an *Botrychium virginianum* vermuten.

Die zuerst von Göbel (1879) beobachtete „Apogamie" bei *Isoetes* ist ein reiner Propagationsvorgang: es handelt sich um blattbürtige Adventivsprosse des Sporophyten, die an derselben Stelle entspringen, wo sonst die Sporangien entstehen, und die unmittelbar wieder Sporophytenpflänzchen liefern.

E. Gymnospermen.

Die früheren Angaben über Parthenogenesis bei Cycadeen haben sich alle als irrtümlich erwiesen. Veranlaßt war der Irrtum durch ein bei manchen Cycadeen (z. B. *Encephalartos, Ceratozamia* u. a.) stark ausgebildetes Fruchtungsvermögen. Man vergleiche über die ganze Frage vor allem Regel (1859, p. 30 ff.).

Von den Coniferen kann man wohl auf Grund der sehr zahlreichen über sie vorhandenen Untersuchungen und Beobachtungen behaupten, daß sie ausnahmslos befruchtungsbedürftig und wahrscheinlich auch nicht zu fakultativer Parthenogenesis oder Apogamie be-

Digitized by Google

fähigt sind. Die einzige mir bekannte gegenteilige Angabe bezieht sich auf *Taxus baccata*, von dem Kirchner (1904a, p. 78) angibt: „Die Eibe besitzt ein Fruchtungsvermögen, das bisher noch nicht bemerkt zu sein scheint, sich aber an einem in der Nähe von Sigmaringen, zwischen Bingen und Billafingen, ganz isoliert stehenden weiblichen Baume alljährlich beobachten läßt. Ein kleiner Teil der Samenanlagen dieses Baumes wächst ohne Bestäubung zu tauben Samen heran, welche keinen Samenmantel besitzen, die Gestalt einer vergrößerten Samenanlage zeigen, 4—5 mm dick, und mit einer festen braunen Samenschale versehen sind, aber inwendig nur einige hautartig zusammengetrocknete Gewebereste aufweisen; andere entwickeln einen Samenmantel und enthalten ein Nährgewebe, bisweilen sogar einen verkümmerten Embryo.“[1]) Das wären also Ansätze zu echter Parthenogenesis. Jedenfalls aber sind nicht alle weiblichen Eiben dazu befähigt, da mir selbst mehrere ebenfalls völlig isoliert stehende weibliche Stöcke bekannt sind, die die von Kirchner beobachtete Erscheinung niemals zeigen.

Für die Gnetaceen endlich liegt eine Angabe von Lotsy (1903) vor, wonach bei *Gnetum ula* Brongn. Parthenogenesis wahrscheinlich ist. Lotsy gründet seine Vermutung darauf, daß die Zahl der Embryonen, die zunächst — später entwickelt sich vermutlich nur einer bis zur Reife — bei *Gnetum ula* entstehen, sehr groß ist. Würden nun alle diese Embryonen infolge je eines Befruchtungsvorganges entstehen, so müßte die Zahl der eingedrungenen Pollenschläuche eine sehr hohe sein. Es gelang aber nie, auch nur einen einzigen Pollenschlauch zu sehen. Natürlich bedarf diese Angabe, ehe sie als gesichert gelten kann, noch einer eingehenderen Nachprüfung. Bei *Gnetum gnemon* ist jedenfalls Befruchtung notwendig, woraus freilich keine Rückschlüsse auf *Gnetum ula* zu ziehen sind, da sich in dieser Hinsicht ja auch sonst nahe verwandte Arten durchaus verschieden verhalten (*Thalictrum*, *Antennaria*).

F. Angiospermen.[2])

Monocotyledonen.

Pandanaceae.

Pandanus. Über eine vielleicht bei *Pandanus* vorhandene Parthenogenesis äußert sich der letzte Monograph der Gattung, Warburg (1900, p. 17) folgendermaßen: „Es sollen übrigens die

[1]) Von mir gesperrt. W.
[2]) In der Anordnung der Familien folge ich Engler (1904).

Digitized by Google

Früchte von *Pandanus dubius* nach Kurz auch parthenogenetisch vollständig keimfähige Samen erzeugen, und Solms hält es auch bei anderen Arten für wahrscheinlich, daß adventive Embryonen erzeugt werden; bei *P. pygmaeus* glaubt er vielleicht darauf hindeutende Erscheinungen beobachtet zu haben."

Da letztere Art nicht selten in Gewächshäusern kultiviert wird, wird hoffentlich die wünschenswerte nähere Untersuchung nicht lange auf sich warten lassen. Auch in Buitenzorg würde sich unschwer an verschiedenen Species die Sache entscheiden lassen. Es ist dabei aber zu beachten, daß manche Pandanus-Arten, so z. B. *P. furcatus* nach Carrière (1881) weitgehend parthenokarp sind.

Triuridaceae.

Sciaphila. Wie Poulsen (1906) vermutet, bildet sich bei *Sciaphila nana* Bl. der Keim ohne Befruchtung, da Pollenschläuche in den Eiern, keimende Pollenkörner auf den Narben nnd leitendes Zellgewebe im Griffel fehlen. (Da mir die Arbeit im Original unzugänglich ist, citiere ich nach einem kurzen Referat in Engler's Jahrb., Bd. 38, 1907, Literatur, p. 49.)

Araceae.

In seinen cytologischen Studien über die Fortpflanzungsverhältnisse der Araceen macht Campbell (1905) darauf aufmerksam, daß die Struktur des Embryosackes bei den Araceen in vielen Fällen von dem typischen Verhalten der Angiospermen abweicht. Gesunde Pollenkörner sind selten, Befruchtungsstadien lassen sich nur sehr schwierig auffinden, und doch werden in sehr vielen Fällen gute Samen ausgebildet. Es mag also vielleicht hier und da Parthenogenesis oder Apogamie vorliegen.

Bromeliaceae.

Billbergia. Für *Billbergia vittata* Brongn. führt Focke (1881, p. 526) einen typischen Fall von Pseudogamie an. Diese Art, „die im Gewächshause spontan keine Samen bringt, wurde erfolgreich mit Pollen von *B. pallescens* C. Koch bestäubt. Aus den erhaltenen Samen ging aber kein Bastard, sondern einfach die *B. vittata* hervor. Belg. hort. 1875, p. 120".

Liliaceae.

Dasylirion. Das mexikanische *Dasylirion acrotrichum* Zucc. blühte in einem rein weiblichen Exemplar 1904 zum ersten Male im Utrechter botanischen Garten, wobei von Went und Blaauw (1905)

Digitized by Google

beobachtet wurde, daß, obwohl männliche Blüten sicher nicht vorhanden waren, die Fruchtknoten von 10—40 Proz. der Blüten zu schwellen begannen. Da auch in den angeschwollenen Fruchtknoten sich je eins der drei Ovula vergrößerte, wurde auf Apomixis untersucht. Als Resultat ergab sich, daß in drei Ovulis an dem Mikropylenende der Makrospore im Desorganisieren begriffene Zellkörper vorhanden waren, die Went und Blaauw als Embryonen deuten möchten. Endosperm fand sich in diesen mbryoführenden Makrosporen nicht, dagegen wurde es in zehn anderen Ovulis im Embryosack in verschiedenen Entwicklungsstadien gefunden; in diesen endospermerfüllten Makrosporen fehlte nun aber der Embryo. Näheres ließ sich bisher wegen Materialmangel nicht feststellen. Es kann übrigens nicht als ausgeschlossen bezeichnet werden, daß wir es hier auch nur mit einem Ansatz zur Adventivembryobildung zu tun haben, wie sie innerhalb der Familie der Liliaceen bekanntlich bei *Hosta coerulea* und *Nothoscordon fragrans* besteht (Strasburger 1878) und nach Furlani (1905) auch bei *Colchicum autumnale* L. vorkommen soll. Nur ist freilich zu bedenken, daß bei *Hosta* wie bei *Nothoscordon* die Bestäubung und Befruchtung des Eies zur Auslösung der Adventivembryobildung erforderlich sind.[1])

Lilium. Focke (1881, p. 526) führt verschiedene Fälle von „Pseudogamie" innerhalb der Gattung Lilium an, d. h. des Entstehens von Nachkommen mit rein mütterlichen Eigenschaften infolge einer Bastardierung, das nach Focke auf einer Auslösung von Parthenogenesis durch die Fremdbestäubung beruht. Auf Grund neuerer Erfahrungen ist nun zwar auch eine andere Deutung des Verhaltens dieser „einseitigen Bastarde" (de Vries 1903, p. 30) möglich; doch sei der Vollständigkeit wegen die Angabe Focke's hier wiedergegeben:

„*Lilium superbum* Lam. wurde von Fr. Parkman mit Pollen von acht anderen Arten bestäubt, nachdem die Blumen in der Knospe castrirt waren. Es entstanden wohlgebildete Früchte, in welchen bald keimfähige Samen in größerer oder geringerer Zahl vorhanden waren, bald nicht. Aus den Samen wurde reines *L. superbum* Lam. erhalten. Gard. Chron. (new ser.) IX, p. 19. — Das typische *L. longiflorum* Thbg. bringt in Amerika fast niemals Früchte, wohl aber die var. *takesima*. Durch Bestäubung dieser Varietät mit Pollen von *L. speciosum* Thbg. und *L. auratum* Lindl. wurden von Fr. Parkman Früchte mit Samen erhalten, aus denen die mütterliche Stammpflanze hervorging, aber mit kleinen verbildeten, braunen (statt gelben) Antheren. Gard. Chron. (new ser.) IX, p. 19. — *L. speciosum* Thbg. ♀

[1]) Die Pflanze blühte im Winter 1907/8 im Tübinger botanischen Garten. Bei der Untersuchung zahlreicher Blüten fand ich aber nur weitgehende Parthenokarpie; die Samenknospen vertrockneten ausnahmslos nach vorübergehender Schwellung.

Digitized by Google

× *auratum* Lindl. ♂ brachte wenig Samen, aus denen Fr. Parkman jedoch 50 Pflanzen erzog. Darunter war ein wirklicher Bastard; die anderen Exemplare unterschieden sich nur durch gefleckte Stengel und geringere Fruchtbarkeit von *L. speciosum*. Wieder mit Pollen von *L. auratum* befruchtet, lieferten sie acht bis zehn Pflanzen, darunter nur einen Bastard. Gard. Chron. l. c.; Asa Gray in Amer. Journ., 3. ser. XV, p. 151."

Amaryllidaceae.

Hippeastrum. Bei verschiedenen Arten der Gattung *Hippeastrum* soll nach einer Mitteilung von Bonavia (1890), der wohl wenig Gewicht beizulegen ist, Parthenogenesis vorkommen.

Hymenocallis. Focke (1881, p. 526) erwähnt einen Fall von Pseudogamie bei *Hymenocallis amoena* Hrbt. var. *princeps* Hrbt., der aber auf so ungenügenden Angaben beruht, daß wir ihn übergehen wollen.

Zephyranthes. Bei *Zephyranthes* sollen nach Worsley (1906) „faux hybrides" möglich sein, da er „in den Nachkommen einer Kreuzung von ♂ Hippeastrum mit ♀ Habranthus oder Zephyranthes bei 30 Kreuzungen in sieben Generationen nie einen Einfluß des Vaters sah" (Tischler 1908, p. 109, Anm. 1).

Orchidaceae.

Die Orchideen gehören zu den Familien, bei denen „faux hybrides" im Sinne Millardet's vorkommen, Bastarde also, die in allen ihren Eigenschaften durchaus nur dem einen Elter gleichen. Da nun für diese eine durch die Bestäubung ausgelöste Parthenogenesis als Erklärung der ausschließlichen Ähnlichkeit mit der Mutter angenommen worden ist, müssen wir die falschen Hybriden an dieser Stelle erwähnen. Es war Hurst (1899, p. 55), der als erster[1]) die Hypothese aufstellte, der ausschließliche Besitz rein mütterlicher Eigenschaften bei diesen Pflanzen sei „the result of a kind of parthenogenesis, the pollen probably not having the power to fertilise the egg-cells in the ordinary way, but exerting sufficient influence to cause them to start growth". Die für die Orchideen vorliegenden Tatsachen werden von Hurst (1903, p. 227) folgendermaßen zusammengefaßt:

Es handelt sich dabei fast ausschließlich um „the various crosses that have been attempted by expert hybridists at different times and

[1]) Es muß übrigens darauf hingewiesen werden, daß bereits 1890 R. A. Rolfe (Gard. Chron., 3. Ser., Bd. 8, p. 361) angesichts der Tatsache, daß die Kreuzung von *Zygopetalum Mackayi* ♀ mit *Odontoglossum spec.* ♂ reine Zygopetalum-Nachkommenschaft ergab, die Hypothese aussprach, es möge wohl durch die Bestäubung parthenogenetische Entwicklung des Zygopetalum-Eies ausgelöst werden.

Digitized by Google

in different countries, between *Zygopetalum* and several more or less remote genera, with the result that all the offspring have proved to be *Zygopetalum* pure and simple. Altogether more than 400 seedlings have been raised. The seed-parent in each case was *Zygopetalum Mackayi* (the reserve crosses being unsuccessful). The pollen used was from *Odontoglossum Pescatorei*, *O. crispum*, *O. grande*, *O. bictonense*, *Oncidium tigrinum*, *Lycaste Skinneri*, *Laelia anceps*, *Calanthe vestita* and *Vanda caerulea*. All the 400 seedlings raised from these matings proved to be exactly like the seed-parent, *Z. Mackayi*. It is interesting to note, however, that the individuals raised from the same capsule varied in size and colour of the flowers in the same way that the seed-parent species does in its native habitat.

In other words, the „false hybrids" behaved just as if they had been raised from self-fertilised seeds; but, as I showed in 1898, self-fertilisation, direct or indirect, was impossible in these cases, as the pollinia of the seed-parents were all carefully removed, before the crosses were made. Apart from this, too, the peculiar structure of these Orchids makes self-fertilisation impracticable, as Darwin has well shown. Nor is it apparently a case of Mendelian dominance, for in the second generation (F 2) the characters of the seed-parent are again repeated pure and simple, even when the „false hybrid" is re-mated with the supposed recessive. This experiment was carried out by Mr. McWilliam, by re-mating one of the F 1 „false hybrids" (*Z. Mackayi* ♀ × *L. anceps*) with pollen of *L. anceps alba*, and the result was still *Z. Mackayi* pure and simple.

It seems clear, therefore, that we have in these *Zygopetalum* seedlings, „false hybrids", comparable to the original ones of Millardet (1894) in *Fragaria*. It may be noted that all the „false hybrids" in Orchids so far are maternal in all characters, as were the majority of Millardet's, and also Bateson and Saunder's *Matthiola*. Other experiments, however, show that „false hybrids" may occur that are paternal in all characters, as in a few of Millardet's *Fragaria* and de Vries *Oenothera*.

Whether all these types of „false hybrids" have a common explanation is difficult to say, but so far as the *Zygopetalum* series is concerned, in 1900 I suggested that the stimulus of fertilisation might induce a kind of parthenogensis, without actual union of the sexual elements, causing the „false hybrids" to resemble the seed-parent in all characters".

Diese Ansicht von Hurst, die ja in der Tat eine sehr naheliegende und plausible Erklärung für das eigentümliche Verhalten der Zygopetalum-„Bastarde" darstellt, und die auch von vielen anderen Forschern geteilt wird, bedarf natürlich noch der Bestätigung durch die cytologische Untersuchung, die sehr erwünscht wäre. Was sie

Digitized by Google

ergeben wird, läßt sich nicht voraussehen, da hier verschiedene Möglichkeiten denkbar sind.

Es wäre nämlich erstens denkbar, daß durch die Bestäubung, ähnlich etwa wie bei *Citrus*, nur Adventivembryobildung ausgelöst würde. Zweitens wäre möglich, daß in der Tat durch die Bestäubung das Ei, ohne daß irgendwie eine sexuelle Verschmelzung stattfände, zur Entwicklung angeregt würde; dann läge der Hypothese Hurst's entsprechend Parthenogenesis vor, und es wäre in diesem Falle besonders wichtig, die Zahlenverhältnisse der Chromosomen genau festzustellen. Drittens endlich wäre aber auch nicht ausgeschlossen, daß eine äußerlich durchaus normal erscheinende Verschmelzung der beiden Keimzellen vor sich ginge, so daß die Kerne des falschen Hybriden zur Hälfte mütterliche, zur Hälfte väterliche Chromosomen besäßen, ohne daß aber die väterlichen Chromosomen ihre Eigenschaften zur Geltung bringen könnten. Die letztere Möglichkeit ist auf Grund der Ergebnisse von Godlewski jun. (1906) bei seinen Bastardierungsversuchen zwischen Echiniden und Crinoiden in Betracht zu ziehen, durch die Bastardlarven mit rein mütterlichen Charakteren erhalten wurden, obwohl die Verschmelzung der beiden Keimzellen und ihrer Kerne in typischer Weise erfolgt war und sich auch die Furchungskerne durchaus normal verhielten.

Der wichtige Versuch von Mc William zeigt jedenfalls, daß zum mindesten die falschen Zygopetalum-Hybriden nicht durch die einfache Annahme zu erklären sind, daß bei ihnen einfach sämtliche mütterlichen Anlagen dominierend, sämtliche väterlichen rezessiv seien. So bleibt nur eine der drei eben erörterten Erklärungsmöglichkeiten übrig, von denen wohl die erste die unwahrscheinlichste ist, da Adventivembryobildung so gut wie ausnahmslos mit Polyembryonie verknüpft ist, diese aber bei *Zygopetalum* offenbar fehlt.

Dicotyledonen.

Moraceae.

Morus. Nach einer Angabe von Buysman (1892) trägt auf der Insel Walcheron ein sehr altes Exemplar von *Morus nigra* L. alljährlich reichlich Früchte, obwohl auf dem ganzen Baum keine männlichen Blüten vorhanden sind und auf der ganzen Insel kein männlicher Baum steht. Vielleicht handelt es sich hier nur um eine sonst freilich bei *Morus* wohl nicht beobachtete Parthenokarpie.

Cannabis. Der Hanf, *Cannabis sativa* L., gehörte früher seit den ersten Versuchen Spallanzani's (1785) bis zu den sorgfältigen Kontrollversuchen Regel's (1859) zu denjenigen Pflanzen, mit denen die meisten, angeblich die Parthenogenesis beweisenden Versuche angestellt wurden. Aber erst Regel's Experimente halten

Digitized by Google

der Kritik stand, und sie waren durchaus negativ. Trotzdem aber bezeichnet es neuerdings wieder Kirchner (1905, p. LIV), ohne sich allerdings ausdrücklich auf eigne Versuche zu beziehen, als „nicht ausgeschlossen, daß die schon früher beim Hanf beobachtete Samenbildung ohne nachweisbare Befruchtung zum Teil auf Parthenogenesis beruht". Bei der Nachuntersuchung ist zu beachten, daß Zinger (1898, p. 235) die Bestäubung beim Hanf direkt beobachtet und den Weg des Pollenschlauchs von der Narbe bis zum Embryosack verfolgt hat. Günstigstenfalls handelt es sich also hier entweder nur um fakultative Parthenogenesis, oder aber es gibt befruchtungsbedürftige und apomiktisch gewordene Rassen.

Humulus. Ganz das gleiche wie für den Hanf gilt auch für den Hopfen, *Humulus lupulus* L. Auch für ihn bezeichnet Kirchner (1905, p. LIV) die Parthenogenesis als „nicht ausgeschlossen", obwohl die älteren Angaben darüber durchaus nicht beweisend sind und Zinger (l. c.) auch beim Hopfen das Eindringen des Pollenschlauches direkt konstatiert hat. Auch Kerner (1896, p. 419) will an isolierten und nach seiner Ansicht sicher unbestäubten weiblichen Hopfenstöcken im tiroler Gschnitztale alljährlich reichlichen Samenansatz beobachtet haben, und Wettstein (1907, p. 225) bemerkt, bei *Humulus* sei „gelegentliche Parthenogenese wahrscheinlich". Eine genaue kritische und endgültige Untersuchung der Fortpflanzungsverhältnisse von Hopfen und Hanf ist darnach jedenfalls dringend erwünscht, wobei auch die zahlreichen verstreuten Angaben der Praktiker über den Einfluß der Bestäubung auf die Ausbildung des Hopfenzäpfchens zu beachten wären.

Ficus. Die merkwürdigen Bestäubungsverhältnisse der Gattung *Ficus* haben diese von jeher zu einem bevorzugten Untersuchungsobjekt gemacht. Uns interessieren an dieser Stelle natürlich nur diejenigen Angaben, die sich mit der angeblichen apomiktischen Samenbildung bei einigen *Ficus*-Arten beschäftigen.

Ficus carica L. Unsere Kenntnisse über die seinerzeit besonders von Gasparrini (1846) behauptete Parthenogenesis des kultivierten Feigenbaumes wurde noch 1882 von Solms (1882, p. 22) in den Satz zusammengefaßt: „Zweifelhaft bleibt es, ob der Feigenbaum etwa imstande, den Embryo seines Samens eventuell auf parthenogenetischem Wege zur Entwickelung zu bringen". Doch neigt Solms selbst zur Annahme, daß nur rite befruchtete Blüten Samen ansetzen könnten. Die spätere Forschung hat ihm recht gegeben: es wurde vornehmlich durch Eisen (1896) und neuerdings durch Longo (1905) nachgewiesen, daß in der Tat bei ausbleibender Bestäubung keine einzige weibliche Blüte von *Ficus carica* eine samenhaltige Frucht liefert. Eisen (l. c. p. 933) zeigte auch durch Bastardierungsversuche, daß es sich auch nicht um eine Auslösung von partheno-

Digitized by Google

genetischer Entwicklung durch die Bestäubung oder den Blastophaga-Stich handeln kann. Damit ist wohl nun definitiv erwiesen, daß unter normalen Vegetationsbedingungen weder habituelle noch fakultative Parthenogenesis bei dem kultivierten Feigenbaum vorkommt.

Ficus hispida L. fil. King (1887) stellte fest, daß bei *Ficus hispida* die Receptakeln, die die weiblichen Blüten enthalten, und in denen niemals männliche Blüten vorkommen, stets völlig geschlossen bleiben. Kein Insekt dringt in sie hinein, auf den Narben der Blüten sind niemals Pollenkörner zu finden, und doch ist die Mehrzahl der Blüten fertil. Dies Verhalten läßt natürlich auf Apomixis schließen, doch muß noch cytologisch untersucht werden, ob Propagation, Apogamie oder Parthenogenesis vorliegt.

Ficus Roxburghii Wall. Von dieser Art wurde von Cunningham (1888) nachgewiesen, daß sie apomiktisch ist. Ihre Keime entstehen indessen weder durch Apogamie noch durch Parthenogenesis, sondern propagativ aus Nucelluszellen, die den frühzeitig zugrunde gehenden Eiapparat verdrängend, in den Scheitel des Embryosackes hineinwuchern. Da eine Bestäubung dazu nicht notwendig zu sein scheint, so haben wir also in *Ficus Roxburghii* ein vollkommenes Gegenstück zu *Caelebogyne ilicifolia*, nur daß bei *Ficus R.* wahrscheinlich als auslösendes Moment der Stich der Eupristis erforderlich ist.

Ficus hirta Vahl. Über *Ficus hirta* liegen sehr sorgfältige Untersuchungen von Treub (1902) vor, aus denen mit sehr großer Wahrscheinlichkeit hervorgeht, daß diese Species parthenogenetisch ist. Immerhin stehen der experimentelle Nachweis und die genauere cytologische Erforschung noch aus, so daß wir den Fall vorerst noch in die Rubrik der ungenügend bekannten einzureihen haben.

Sicher ist bei *Ficus hirta* jedenfalls, daß der Embryo aus dem Ei selbst hervorgeht; die Angaben und Figuren Treub's lassen darüber keine Zweifel aufkommen. Was nun Treub vor allem veranlaßt, anzunehmen, daß das Ei sich ohne vorhergehende Befruchtung zum Embryo entwickle, ist (l. c., p. 152) „avant tout, le fait que l'on ne voit pas de tubes polliniques pénétrer dans l'ovule à l'époque où elles devraient s'y trouver; en second lieu, la réduction dans la karyokinèse chez les noyaux d'albumen et, enfin, le caractère peu développé de l'appareil sexuel en général et notamment des synergides". Dabei ist freilich andererseits zu beachten, daß die Mikrosporenentwicklung durchaus normal verläuft, und man keimende Pollenkörner auf den Narben findet. Treub bemerkt ausdrücklich (l. c., p. 137), „que dans le *Ficus hirta* les grains de pollen introduits dans le réceptacle femelle seraient assez nombreux pour effectuer la fécondation, sinon de toutes, en tout cas de la grande majorité des fleurs."

Zur Behebung der auf Grund dieser Tatsachen möglichen Zweifel wäre daher neben der Erledigung der Frage, ob bei der Makro-

Digitized by Google

sporenentwicklung eine Reduktion der Chromosomenzahl eintritt oder nicht, eine experimentelle Behandlung der Species sehr erwünscht. Dabei wäre auch noch genau festzustellen, ob, wie Treub annimmt, der Stich der Blastophaga in der Tat zur Auslösung der Embryoentwicklung unumgänglich notwendig, oder ob die Keimung von Pollen auf der Narbe dazu erforderlich ist, oder ob beide überflüssig sind. Durch die Isolierung weiblicher Receptakeln, so daß sie vor dem Besuch des Insektes geschützt sind, sowie durch die Zulassung nur pollenfreier Blastophagen zu isolierten Receptakeln dürfte sich das wohl entscheiden lassen. Im ersteren Falle fielen Stich und Pollenwirkung weg, im letzteren nur diese; als dritter Parallelversuch wäre dann die künstliche Bestäubung isolierter Receptakeln nötig, so daß nur die Pollenwirkung ohne die des Insektenstiches zur Geltung käme.

Urticaceae.

Elatostema. Bei *Elatostema acuminatum* Brongn. beobachtete Treub (1905), daß männliche Blüten am natürlichen Standorte der Pflanze, in Tjibodas, außerordentlich selten sind, daß aber trotzdem die sehr zahlreichen weiblichen Stöcke regelmäßig fruktificieren. Die cytologische Untersuchung ergab denn auch, daß hier sehr wahrscheinlich die Embryobildung ohne Befruchtung und Bestäubung erfolgt; die experimentelle Bestätigung durch Isolirungsversuche steht allerdings noch aus.

Die Makrosporenentwicklung geht so vor sich, daß die Embryosackmutterzelle sich in zwei, drei oder vier Tochterzellen teilt, von denen gewöhnlich die innerste zur keimenden Makrospore wird. Doch liefert diese nur in sehr seltenen Fällen einen normal ausgebildeten Gametophyten, da sich in den allermeisten Fällen der Embryosack nur bis zum Stadium von vier, gelegentlich auch sechs oder acht Kernen entwickelt, ohne einen typischen Eiapparat oder Antipoden zu differencieren. Wie nun innerhalb des Embryosackes der Embryo entsteht, ließ sich nicht mit absoluter Sicherheit entscheiden. Treub macht es wahrscheinlich, daß er aus einem ganz beliebigen dieser Embryosackkerne hervorgeh wie seine überaus wechselnde Lage innerhalb der Makrospore vermuten läßt. Die anderen Kerne liefern ein die ganze Embryosackhöhlung ausfüllendes Endosperm. Gelegentlich kommt mehr als eine Makrospore zur Entwicklung, und dann kann jede einen Embryo enthalten.

Es läßt sich vorerst schwer entscheiden, wie dieser interessante Modus der Embryobildung zu verstehen ist. Parthenogenesis liegt natürlich auf keinen Fall vor, da ja ein morphologisch differenziertes Ei fehlt, das als Ausgangspunkt für die Embryogenese dienen könnte. Am ehesten vergleichbar ist das Verhalten der *Elatostema* mit der

Digitized by Google

Apogamie der Balanophoraceen (vgl. p. 65 ff.), doch müssen zur sicheren Entscheidung weitere Untersuchungen abgewartet werden.

Ob bei der Tetradenteilung eine Reduktion der Chromosomenzahl stattfindet, konnte Treub nicht entscheiden; doch vermutet er, daß es nicht der Fall ist.

Polygonaceae.

Rumex. Bei einer Untersuchung der Fortpflanzungsverhältnisse bei der Gattung Rumex will Roth (1907) gefunden haben, daß einige ihrer Arten apomiktisch seien. So *Rumex acetosa* L., *R. hispanicus* Koch, *R. arifolius* All., *R. nivalis* Hegetschw. und *R. acetosella* L.

Der Embryo soll (p. 348) aus dem Ei hervorgehen, es würde sich also um Parthenogenesis handeln. Die Isolierungsversuche des Verfassers können indessen nicht als ganz einwandfrei gelten, und auch cytologisch sind seine Ergebnisse so wenig klar, daß die Angabe vorerst noch als zweifelhaft gelten muß.

Chenopodiaceae.

Obione. Die Gattung *Obione* ist an dieser Stelle zu erwähnen, weil ein so sorgfältiger Beobachter wie Wydler (1878, p. 325) von *Obione sibirica* Fisch. bemerkt: „Ganz besonders auffallend ist das verhältnissmäßig seltene Vorkommen von männlichen Blüthen bei den äußerst zahlreichen weiblichen, die alle einen gut ausgebildeten Embryo besitzen, ein Fall, den ich auch bei *Amblogyne persicarioides* [Amarantaceae] beobachtete". Es verdiente, klargestellt zu werden, ob hier der naheliegende Verdacht auf Apomixis gerechtfertigt ist, wobei allerdings zu beachten ist, daß Kerner (1896, p. 423) im Wiener botanischen Garten bei einem weiblichen Stock von *Obione halimifolia* nur weitgehende Parthenokarpie fand: die reichlich entstehenden und äußerlich normalen Früchte waren sämtlich taub.

Nymphaeaceae.

Nymphaea. Focke (1881, p. 525) zitiert einen Fall von Pseudogamie bei *Nymphaea Capensis* Thbg. Diese Art „vermag sich nicht selbst zu befruchten; mit Pollen von *N. coerulea* Savgn. erhielt Caspary nach vielen vergeblichen Versuchen einen keimfähigen Samen, aus dem eine sterile *N. capensis* hervorging. Staubblätter gering an Zahl, fädlich, ohne Pollen; Fruchtknoten verkümmert. Abh. Naturf.-Ges. zu Halle XI."

Menispermaceae.

Disciphania. Über die Fortpflanzungsverhältnisse der südamerikanischen Menispermacee *Disciphania Ernstii* Eichl. liegt eine

Digitized by Google

Mitteilung von Ernst (1886) vor, aus der jedenfalls mit Sicherheit hervorgeht, daß die Pflanze apomiktisch ist. Ob sich die Vermutung Ernst's, daß die ohne Befruchtung erfolgende Produktion keimfähiger Samen auf Parthenogenesis beruhe, richtig ist, muß freilich erst die cytologische Untersuchung ergeben, die noch aussteht. Ernst vermutet Parthenogenesis und nicht Adventivembryobildung, weil letztere mit Polyembryonie verbunden zu sein pflegt, diese aber bei *Disciphania* nach seinen Beobachtungen nicht vorkommt. Bemerkenswert ist, daß die 8—25 cm lange Spindel der weiblichen Ähren während der Anthese der Blüten anschwillt und zwar von der Basis nach der Spitze zu in immer stärkerem Maße, und daß die (ohne Bestäubung) fertilen Blüten immer die am dickeren Ende der Infloreszenz-Spindel stehenden waren. Aus dieser Lokalisation der Früchte auf das keulenförmig angeschwollene Ende der Spindel möchte Ernst den Schluß ziehen, daß die Anhäufung von Nährstoffen — denn auf einer solchen beruht die Anschwellung der Infloreszenz-Achse — das die Parthenogenesis auslösende Moment sei. Da die Pflanze auch in ihrer Heimat (Venezuela) selten ist und in botanischen Gärten nicht vorhanden zu sein scheint, wird leider wohl die genaue Nachuntersuchung des interessanten Falles nicht so bald erfolgen können, als wünschenswert wäre.

Rosaceae.

Rosa. Mit Vorbehalt hatte Dingler (1906, p. 39) für *Rosa rubiginosa* die Befähigung zu fakultativer Parthenogenesis angegeben. Doch ist es ihm (1907, p. 31) „nach einem wiederholten, durch Ungunst der Verhältnisse leider wieder ungenügenden Versuch neuerdings zweifelhaft geworden", ob wirklich Parthenogenesis vorkommt. Sollte es sich im Verlaufe der ferneren Untersuchung doch noch bewahrheiten, so ist schon jetzt sicher, daß es sich nicht um habituelle sondern, wie ja auch Dingler angibt, nur um fakultative Parthenogenesis handeln kann. Denn es sind zweifellose Bastarde zwischen *Rosa rubiginosa* und anderen Arten bekannt, und überdies ist durch Strasburger (1904, p. 149) ausdrücklich durch cytologische Untersuchung festgestellt worden, daß *Rosa rubiginosa* normal sexuell ist, eine Feststellung, die freilich zunächst nur für die von Strasburger untersuchte Rasse bindend ist. Auch andere Rosen-Arten, wie *Rosa cinnamomea, canina, myriacantha* und andere sind sicher normal befruchtungsbedürftig; doch wäre, falls sich die Beobachtung Dingler's doch noch bewahrheiten sollte, auch hier auf das Vorhandensein der Befähigung zu fakultativer Parthenogenesis zu prüfen.

Fragaria. Die Gattung *Fragaria* ist an dieser Stelle zu erwähnen, weil bei ihr bekanntlich faux hybrides im Sinne Millar-

Digitized by Google

det's vorkommen, und die Möglichkeit vorliegt, daß es sich dabei um eine durch die Bestäubung ausgelöste Parthenogenesis handelt, wobei freilich hier die Nachkommenschaft nicht ausschließlich mütterliche, sondern im Gegenteil rein väterliche Eigenschaften zur Schau trägt. (Millardet 1894, p. 355). Es ist also hier nicht so wie bei *Vitis* (vgl. p. 52), sondern es scheint eine Art männliche Parthenogenesis vorzuliegen, wie auch Giard (1900, p. 12; 1903) annimmt. So fand, um ein Beispiel zu geben, Solms (1907, p. 53), Millardet's Befund bestätigend, daß 1902 rein weibliche *Fragaria virginiana* mit Pollen von *Fragaria elatior* bestäubt reichen Fruchtansatz ergab. 1904 blühten von den Produkten dieser Kreuzung 37 Stöcke „und glichen sammt und sonders so absolut dem Vater (*F. elatior*), daß kaum ein Unterschied von demselben zu entdecken war". Nur war diese der *F. elatior* so zum Verwechseln ähnliche Bastardform absolut steril, während die reine elatior reichlich fruktificiert. Dagegen ergab z. B. die Kreuzung *F. virginiana* ♀ × *collina* ♂ eine viel decidiertere Zwischenform zwischen den beiden Eltern.

Wir haben auch auf tierischem Gebiete eine Parallele zu dieser merkwürdigen Erscheinung, nämlich in der Angabe von Héron-Royer (1883; vgl. Giard 1900, p. 13), daß ein von *Rana fusca* befruchtetes Weibchen von *Pelobates fuscus* reine *Rana fusca*-Nachkommen brachte, und ebenso ein Weibchen von *Bufo vulgaris* nach der Begattung durch *Bufo calamita* reine *calamita*-Nachkommen.

Die Berechtigung, in diesen Vorkommnissen eine „Parthenogenesis des Mikrogameten" zu sehen, müßte freilich noch cytologisch begründet werden. Vorerst scheint es mir einfacher anzunehmen, daß eine normale Befruchtung stattgefunden hat, daß aber in der Generation F 1 die sämtlichen männlichen Merkmale über die weiblichen dominieren. Damit hätte diese Kategorie von faux hybrides, bei denen die Bastardgeneration durchaus dem Vater ähnelt, nichts mit Parthenogenesis zu tun und war hier nur der Vollständigkeit wegen nicht zu übergehen. (Vgl. auch das p. 41 Gesagte.)

Übrigens soll nach Millardet (l. c.) bei *Fragaria* auch der umgekehrte Fall häufig sein, Bastarde also, die in der ersten Generation durchaus der Mutter gleichen.

Rubus. Auch die Gattung *Rubus* ist deswegen an dieser Stelle zu erwähnen, weil bei ihr fausse hybridation beobachtet worden ist (Millardet 1894, p. 362; Lidforss 1905; 1907). Kastrierte Blüten von *Rubus caesius* L., *R. villicaulis* Koehl., *R. glandulosus* Bell. und anderen Arten setzen niemals Samen an, wenn sie exakt vor Bestäubung geschützt werden. Bestäubt man sie aber mit dem Pollen von anderen Arten der Gattung *Rubus*, so erhält man neben typischen Bastarden Sämlinge, die durchaus der Mutter gleichen und bei Selbstbestäubung vollkommen konstant sind. Leider ist bisher die von Lidforss in

Digitized by Google

Aussicht gestellte cytologische Untersuchung dieser wichtigen Befunde noch nicht erschienen, und es muß daher vorerst unentschieden bleiben, ob hier wie bei Godlewski's Echinoid-Crinoid-Bastarden eine normale, mit Kernverschmelzung verknüpfte Befruchtung stattgefunden hat, wobei aber sämtliche Merkmale des Vaters latent bleiben, oder ob ein apomiktischer Vorgang vorliegt. Im letzteren Falle müßte man annehmen, daß die Apomixis durch die Bestäubung ausgelöst wird, und es wäre zu entscheiden, ob Parthenogenesis einträte, sich also das Ei zum Embryo entwickelte, oder Apogamie, der Embryo also aus einer Synergide, Antipode oder Endospermzelle entstünde, oder endlich Propagation, d. h. Adventivembryobildung aus Nucellus- oder Integumentzellen. Das ist natürlich nur durch die hoffentlich bald kommende cytologische Untersuchung aufzuklären; immerhin mag es schon jetzt als wahrscheinlich bezeichnet werden, daß Adventivembryobildung nicht in Betracht kommt, da diese mit Polyembryonie zu verbunden sein pflegt, von dem regelmäßigen Vorkommen einer solchen aber bei *Rubus* nichts angegeben wird. Es sei noch bemerkt, daß Strasburger (1904, p. 145), der innerhalb der Gattung *Rubus* als einer stark polymorphen Gattung nach Apomixis suchte, bei *Rubus fruticosus* L., *R. biflorus* Buchan. und *R. leucodermis* Dougl. fand, daß sie ihre Keime auf geschlechtlichem Wege zur Ausbildung bringen. Auch Fischer (1880, p. 110) fand bei der Embryosackentwicklung von *Rubus caesius* ebensowenig ungewöhnliche Verhältnisse wie Péchoutre (1902, p. 128) bei der von *R. fruticosus*.

Papilionaceae.

Pisum sativum L. Bei der Erbse wird von Chr. Schröder (1901) die Möglichkeit parthenogenetischer Fortpflanzungsweise angenommen. Seine Versuche wurden indessen von Kirchner (1904b) mit negativem Erfolge wiederholt, so daß es sich wohl um eine Täuschung Schröder's durch Fruchtungsvermögen handeln wird, wie es nach den Beobachtungen Kirchner's bei manchen Papilionaceen nicht selten ist.

Malpighiaceae.

Unter den Malpighiaceen gibt es einige zentralamerikanische Gattungen mit kleistogamen Blüten, von denen Ritzerow (1907, p. 180) *Aspicarpa longipes* A. Gr., *A. hirtella* Rich. und *A. lanata* (an Herbarmaterial) untersucht hat. Sie vermutet parthenogenetische Embryobildung auf Grund folgender Beobachtungen (l. c., p. 180 und 181): „Nirgends wurden normal ausgebildete Pollenkörner beobachtet, keine Spur von Pollenschläuchen war zu sehen. Die Frucht ist gut entwickelt, und normal ausgebildete Embryonen wurden gefunden.

Digitized by Google

Auf Mikrotomschnitten sah man, daß dieselben ziemlich weit von der Mikropyle entfernt sind. Auffallend ist eine auf bestimmtem Stadium vom Nucellus aus entstehende Wucherung auf der Seite der Mikropyle. Es geht aus allen diesen Beobachtungen hervor, daß diese Blüten nicht befruchtet werden, sondern sich wahrscheinlich auf parthenogenetischem Wege entwickeln.... Wie die Entwicklung des Embryos vor sich geht, und welche Bedeutung die an der Mikropyle entstehende Wucherung hat, ob hier vielleicht Gallenwirkungen eine Rolle spielen, bedarf noch näherer Untersuchung an lebendem Material, das mir leider nicht zur Verfügung stand."

Die Beobachtung, daß die Embryonen auffallend weit von der Mikropyle entfernt inseriert sind, läßt wohl eher den Schluß auf Adventivembryobildung zu. Die obturatorähnliche Wucherung über der Mikropyle braucht nicht auf Gallenwirkung zu beruhen, sondern ist wohl direkt vergleichbar der Wucherung, die z. B. bei der parthenogenetischen *Wikstroemia indica* die Mikropyle verschließt (vgl. Winkler 1906, p. 227).

Euphorbiaceae.

Ricinus communis. Meehan (1899, p. 97) teilt Versuche über die Befähigung des Ricinus mit, ohne Bestäubung Samen zu liefern. Diese fielen in den ersten Jahren positiv aus, ergaben aber bei kritischerer Versuchsanstellung 1898 das Resultat, daß bei *Ricinus communis* nur eine sehr weitgehende Parthenokarpie, aber keine Parthenogenesis oder Apogamie vorkommt: es entstanden trotz der ausgebliebenen Bestäubung äußerlich normal ausgestaltete, aber taube Früchte. Meehan meint (l. c., p. 99), das Vorkommen von Parthenogenesis bei *Ricinus communis* erscheine demnach zweifelhaft; man darf aber aus seinen Versuchen wohl den bündigen Schluß auf das Fehlen von Parthenogenesis und Apogamie ziehen.

Mercurialis annua. Zu denjenigen Pflanzen, von denen seit langer Zeit immer wieder die Behauptung auftaucht, sie seien parthenogenetisch, ohne daß bisher Entscheidendes bekannt geworden wäre, gehört *Mercurialis annua.* Bis auf Camerarius zurück gehen die Stimmen, die sich für das Bestehen der Parthenogenesis bei dieser Pflanze aussprechen. Regel (1849, p. 7) hat die ältere Literatur zusammengestellt und auf Grund eigener Versuche widerlegt (p. 35), nachdem bereits Gärtner (1844, p. 475 ff.) auf das durchaus Unzulängliche der bis zu seiner Zeit vorliegenden Beobachtungen und Versuche ausführlich hingewiesen hatte. Später sind auch noch von Heyer (1883) entsprechende Experimente angestellt worden, mit dem Resultate, daß Parthenogenesis bei *Mercurialis* nicht vorkommt.

Digitized by Google

Auffälligerweise liegen nun aber aus neuerer Zeit wieder eine Reihe von Angaben vor, die trotz alledem behaupten, daß *Mercurialis* ohne Bestäubung keimfähige Samen liefern könne. So berichtet Kerner (1891, p. 462) über Kulturversuche mit unserer Pflanze in dem hochgelegenen tiroler Gschnitztale, wo auf viele Meilen in die Runde kein Bingelkraut wild wachsend vorkommt. Es wurden dabei „alle Stöcke, an welchen sich Knospen von Pollenblüten zeigten, sofort vernichtet und auch sorgfältig darauf geachtet, ob nicht vielleicht an dem einen oder anderen mit Fruchtblüten ausgestatteten Stocke irgendwo eine vereinzelte Pollen- oder Zwitterblüte versteckt sei. Zur Zeit, als nun die Narben des Bingelkrautes belegungsfähig waren, fanden sich auf viele Meilen in der Runde ganz bestimmt keine Pollenzellen dieser Pflanze vor, und es konnte daher eine Belegung mit solchen Pollen auch nicht stattfinden. Und dennoch schwollen alsbald die Fruchtknoten an, aus den Samenanlagen entwickelten sich Samen mit einem Keimlinge, und aus diesen Samen gingen nach der Aussaat wieder neue, kräftige Stöcke des Bingelkrautes hervor."

Auch Kirchner (1905, p. LIII) bezeichnet es „als nicht ausgeschlossen, daß die beim einjährigen Bingelkraut beobachtete Samenbildung ohne nachweisbare Befruchtung zum Teil auf Parthenogenesis beruht". Endlich gibt Bitter (1904, p. 102, Anm.) an, daß *Mercurialis annua* sich bei seinen 3 Jahre lang fortgesetzten Kulturen als „tatsächlich in ziemlich hohem Maße parthenogenetisch" erwiesen habe, während *Mercurialis perennis* nur parthenokarp sei.

Entscheiden können hier offenbar nur ausgedehnte und sehr sorgfältige Kulturversuche, die alle die besonders von Gärtner (1844, p. 120, 216, 481) angegebenen Fehlerquellen kritisch berücksichtigen und mit der cytologischen Untersuchung Hand in Hand gehen. So wie die Dinge jetzt liegen, läßt sich eine Entscheidung nicht treffen. Man könnte höchstens vermuten, daß die auffällige Verschiedenheit der Resultate sich vielleicht dadurch erklärt, daß es befruchtungsbedürftige und parthenogenetische Rassen gäbe, von denen entweder nur die eine oder nur die andere oder aber beide nebeneinander am gleichen Standort vorkommen. Unter allen Umständen aber würden die vorliegenden Versuche, die volle Richtigkeit auch der positiven vorausgesetzt, immer erst ergeben, daß Apomixis vorläge; ob sie aber als Parthenogenesis, Apogamie oder Adventivembryobildung aufträte, wäre natürlich noch auf cytologischem Wege zu entscheiden.

Euphorbia dulcis Jacqu. Von Hegelmaier (1901; 1903) wurde bei *Euphorbia dulcis* habituelle Polyembryonie konstatiert. Diese kann jedenfalls ohne vorhergehende Bestäubung eintreten, ob aber nicht doch gelegentlich Bestäubung und damit Befruchtung des normal ausgebildeten Eiapparates stattfinden kann, ist nicht sicher, allerdings auch nicht gerade wahrscheinlich, da, wenigstens bei

Digitized by Google

manchen Sippen der Pflanze, der Pollen in weitgehendem Maße abortiert. Schmidt (1907, p. 37) fand sogar bei den im Göttinger botanischen Garten kultivierten Exemplaren, daß meistens die männlichen Blüten zwar angelegt, aber nicht weiterentwickelt werden, so daß das fertige Cyathium ganz ohne männliche Blüten ist.

Die Adventivkeime gehen wie bei *Caelebogyne* aus Nucelluszellen hervor; da also ein Propagationsvorgang vorliegt, so würden wir an sich keinen Grund haben, die Pflanze an dieser Stelle zu besprechen, wenn nicht Hegelmaier beobachtet hätte, daß auch aus der Eizelle selbst ein Vorkeim hervorgehen kann, der sich von den Adventivembryonen durch den Besitz eines Suspensors unterscheidet. Leider hat sich nicht sicherstellen lassen, ob auch dieser Vorkeim zu einem keimfähigen Embryo heranwachsen kann. Da ferner auch die feineren Vorgänge bei der Entwicklung der Makrospore noch nicht untersucht sind, es insbesondere unbekannt ist, ob die Reduktion stattfindet oder unterdrückt wird, so läßt es sich nicht beurteilen, ob hier ein Fall von somatischer oder von generativer Parthenogenesis vorliegt. Die Pflanze verdient nähere experimentelle und cytologische Untersuchung.

Anacardiaceae.

Pistacia narbonensis L. Als erledigt dürfen wohl die Angaben von Tenore und Bocconi über Parthenogenesis bei *Pistacia narbonensis* gelten, worüber Regel (1859, p. 11) berichtet: „Tenore bemerkt im Samenkatalog des botanischen Gartens zu Neapel fürs Jahr 1853, daß die weibliche Pflanze von *Pistacia narbonensis* im dortigen Garten jährlich Samen trage, ohne daß männlicher Blüthenstaub einwirke, und daß diese Samen dennoch vollständig keimfähig seien. In einigen Gegenden Italiens habe Bocconi auch die gleiche Erscheinung an anderen Arten der Gattung *Pistacia* beobachtet. Genauere Nachweise sind nicht gegeben und so hat diese Beobachtung gar keinen Wert."

Für *Pistacia lentiscus* L. habe ich mich durch eigene Kastrationsversuche davon überzeugt, daß sie durchaus bestäubungsbedürftig ist.

Vitaceae.

Die Vitaceen sind an dieser Stelle zu erwähnen, weil Millardet (1894, p. 362; 1901, p. 678) innerhalb der Gattung *Vitis* das Vorkommen von „fausse hybridation" festgestellt hat, für die ja, wie bereits mehrfach erwähnt, eine Erklärungsmöglichkeit in der Annahme liegt, daß es sich dabei um eine durch die Bestäubung ausgelöste Parthenogenesis handele. Da Millardet's sehr interessante Untersuchungen an einem schwer zugänglichen Orte (in der Revue

Digitized by Google

de Viticulture) veröffentlicht worden sind, so seien sie etwas ausführlicher referiert.

Es gibt innerhalb der Gattung *Vitis* bekanntlich eine außerordentlich große Zahl von echten typischen Art- und Rassenbastarden. „Faux hybrides" treten nur dann auf, wenn man Vertreter der beiden Sektionen, in die die Gattung zerfällt, der Sektion Euvitis und der Sektion Muscadinia, miteinander kreuzt. Millardet benutzte zu seinen Versuchen als Vertreter von Euvitis mehrere Sorten von *Vitis vinifera*, als Vertreter von Muscadinia *Vitis rotundifolia Scuppernong*. Wurden die Vinifera-Sorten Pedro-Ximenes, Chasselas oder Pansejaune mit Pollen von Scuppernong bestäubt, so ergab sich eine Nachkommenschaft, die in allen Einzelheiten völlig der entsprechenden Vinifera-Mutter glichen, abgesehen davon, daß der Pollen schlechter ausgebildet war als bei der reinen Sorte. Auch wenn ein solcher „Bastard" neuerdings mit dem Pollen von Scuppernong belegt wurde, wie das Millardet für die Kombination Pedro-Ximenes × Scuppernong durchführte, ergab sich wiederum eine Deszendenz, die kein einziges Rotundifolia-Merkmal besaß. Genau das gleiche gilt auch für die Kreuzung von *Vitis rupestris* mit *V. rotundifolia Scuppernong*, vorausgesetzt, daß auch hier letztere Art den Pollen liefert. Wie später Gard (1903, p. 106) zeigte, erstreckt sich die völlige Ähnlichkeit mit der Mutter nicht nur auf die morphologischen, sondern auch auf die anatomischen Charaktere.

Merkwürdigerweise liefert nun aber umgekehrt die Bestäubung des Scuppernong mit dem Pollen einer Euvitis-Art gewöhnlich normale Hybriden, die von beiden Eltern Merkmale besitzen.

Dagegen ergibt wieder, und das ist besonders beachtenswert, die Bestäubung einer Euvitis-Sorte (Millardet verwandte die Vinifera-Sorten Aramon, Grumete und Decandolle) mit dem Pollen von *Ampelopsis hederacea* faux hybrides, die, wie Millardet in mehrfach wiederholten mit allen Kautelen angestellten Versuchen bewies, kein einziges Ampelopsis-Merkmal besitzen. Die reziproke Kreuzung gelingt in diesem Falle überhaupt nicht.

Violaceae.

Hier liegt nur eine kurze Angabe von Greene (1898) vor, die ich leider nicht im Original habe einsehen können. Nach dem Referat in der Botan. Gazette, Bd. 25, 1898, p. 376 behauptet Greene das Vorkommen von Parthenogenesis „in some of the so-called cleistogamous flowers of *Viola*". Der Referent, J. M. C., fügt hinzu: „Of course he only means the setting of seed without pollination. It is hardly likely that it is a case of parthenogenesis, for this has been disproved for all such claims for the higher plants, but it is always

Digitized by Google

interesting to know the origin of the vegetatively developed embryos." Da inzwischen eine ganze Reihe von höheren Pflanzen bekannt geworden sind, bei denen sicher Parthenogenesis vorkommt, so wäre es immerhin nicht unmöglich, daß auch die kleistogamen Violablüten unter Umständen parthenogenetisch sein könnten. Doch bedarf die Angelegenheit um so mehr der näheren Untersuchung, als gerade über die Bestäubungsverhältnisse der kleistogamen Veilchen zahlreiche Beobachtungen aus alter und neuer Zeit vorliegen (vgl. Göbel, 1904, p. 694, bei der Besprechung von dessen Arbeit auch der Referent E. in den Botanischen Jahrbüchern, Bd. 34, 1905, p. 77 des Literaturberichts, die Vermutung äußert, bei *Viola* könne trotz der Pollenkeimung in den Antheren Parthenogenesis oder Nucellarembryonie vorliegen). Ganz neuerdings hat Ritzerow (1907, p. 173) für mehrere kleistogame Viola-Arten ausdrücklich festgestellt, daß sie bestäubungsbedürftig und weder zu Parthenogenesis noch zu Nucellarembryonie befähigt sind. Leider gibt sie nicht an, welche Arten sie untersucht hat, und ihre Angaben sind überhaupt etwas sehr summarisch.

Caricaceae.

Usteri (1907, p. 491 ff.) spricht die Vermutung aus, daß sich die Samen bei *Carica papaya* L. auf parthenogenetischem Wege bildeten. Seine Versuche, das experimentell sicherzustellen, sind allerdings bisher negativ ausgefallen, und so gründet sich vorerst die Vermutung lediglich auf die Beobachtung, daß in Gärten häufig weibliche Pflanzen samenhaltige Früchte ansetzen, obwohl männliche auf Meilen im Umkreis nicht zu finden sind, sowie darauf, daß Usteri bei der cytologischen Untersuchung der Samenknospen auf keinem Entwicklungsstadium je eine Andeutung eines Pollenschlauches antraf (l. c., p. 494). — Man wird, da bei der Pflanze weitgehende Parthenokarpie sicher vorkommt, den Fortgang vor allem der experimentellen Untersuchung abwarten müssen, die Usteri in Aussicht stellt.

Datiscaceae.

Die von Fresenius (1837) herrührende Angabe, daß *Datisca cannabina* L. Samen erbringe, ohne vorher bestäubt worden zu sein, eine Angabe, die eigentlich schon durch Regel (1859, p. 8) widerlegt worden war, ist von Mori (1880) einer ausführlichen Nachuntersuchung unterzogen worden. Die von ihm im botanischen Garten zu Pisa isolierten Exemplare ergaben aber nur Früchte mit tauben Samen, so daß nur Parthenokarpie vorliegt und *Datisca cannabina* definitiv aus der Liste der parthenogenesisverdächtigen Pflanzen zu streichen ist. Auch die kurze positive Angabe von Odell (1904) über Parthenogenesis bei unserer Pflanze ist zweifellos durch Parthenokarpie zu erklären.

Digitized by Google

Oenotheraceae.

Oenothera. Zur Erklärung des eigentümlichen Verhaltens, das die Kreuzungsprodukte von *Oenothera lata* ♀ × *Lamarckiana* ♂ in der Generation F 1 zeigen, stellt Gates (1907, p. 7 und 13) u. a. die Hypothese auf, daß die Eier von *Oenothera lata* sich partiell parthenogenetisch zu entwickeln vermöchten. Beide Eltern besitzen in ihren somatischen Kernen je 14 Chromosomen; miteinander gekreuzt liefern sie in F 1 15—25 Proz. *Oe. lata* und 75—85 Proz. *Oe. Lamarckiana*, die beide je der gleichnamigen Elterart durchaus gleichen. Für *Oe. lata hybrida* trifft das auch hinsichtlich der Chromosomenzahl zu, während *Oe. Lamarckiana hybrida* merkwürdigerweise 20—21 Chromosomen besitzt. Um dieses sehr auffällige Verhalten zu erklären, erörtert Gates (l. c., p. 13) die Möglichkeit, „that all the eggs of *O. lata* have the unreduced number of chromosomes, and that part of them develop without fertilization (parthenogenetically), producing *O. lata* plants with fourteen chromosomes; while others are fertilized with *O. Lamarckiana* pollen, and produce Lamarckiana plants having twenty-one chromosomes".

Da *Oenothera lata* bei ausbleibender Bestäubung keine Samen ansetzt (de Vries 1901, p. 168), so wäre hier die Hilfsannahme nötig, daß die Parthenogenesis durch die Bestäubung mit dem Lamarckiana-Pollen ausgelöst würde. Man könnte das ja auch gewiß unbedenklich annehmen; mehr Schwierigkeiten aber scheint mir der Gates'schen Hypothese die Notwendigkeit zu bieten, zu erklären, warum sich regelmäßig gerade 15—25 Proz. der Eier parthenogenetisch entwickeln. Jedenfalls bedarf die Angelegenheit noch der näheren Prüfung.

Fuchsia. Vielleicht kommen innerhalb der Gattung *Fuchsia* faux hybrides vor. Lowe (Gard. Chr., 3. Ser., Bd. 8, 1890, p. 538) „mentions *Fuchsia fulgens* crossed by ‚Semiramide' and the reciprocal cross, the seedlings in both cases resembling the female", und auch Meehan (ebenda, Bd. 10, 1891, p. 109) berichtet von einer *Fuchsia arborescens*, die, mit dem Pollen einer Gartenvarietät von *Fuchsia spec.* bestäubt, reine *arborescens*-Abkömmlinge lieferte.

Halorrhagidaceae.

Gunnera. Bei *Gunnera chilensis* Lam., *G. arenaria*, *G. dentata*, *G. densiflora* Hook f. und *G. microcarpa* vermutet Schnegg (1902, p. 203) Parthenogenesis auf Grund des folgenden Befundes: „Die unter der Epidermis liegenden drei bis vier Zellreihen zeigen schon in ziemlich jungen Stadien der Samenanlage eine auffallende Differenzirung gegenüber den Zellen der übrigen Fruchtknotenwand. Sie erfahren schon sehr frühzeitig eine Formveränderung in der Weise, daß ihre Wände sich stark wellen und allmählich verdicken, so daß

Digitized by Google

durch dieses Verhalten, das sich mehr und mehr steigert, bewirkt wird, daß die ganze Samenanlage zur Zeit der Ausbildung des Eiapparates schon von einer festen Masse starker Sklerenchymzellen umgeben ist. Dieser Umstand scheint mir ein Hauptgrund für die Annahme einer Embryobildung ohne vorausgegangene Befruchtung zu sein . . . Ein Pollenschlauch wäre daher jetzt nicht mehr imstande, durch diesen vollständig geschlossenen Mantel von Sklerenchymzellen durchzukommen, man müßte denn annehmen, daß hier, wie in anderen Fällen, das Eindringen des Pollenschlauches zu einer Zeit erfolgte, in der die Samenanlage mit ihrem Eiapparat noch unvollständig entwickelt ist. Dagegen jedoch spricht wieder die Thatsache, daß einerseits zu dieser Zeit die Narben wenig entwickelt, jedenfalls noch nicht empfängnisfähig sind, andererseits das vollständige Fehlen von Pollenschläuchen auf gut ausgebildeten Narben, vor allem aber im Innern des Fruchtknotens, wo solche trotz der verschiedenartigsten zur Anwendung gelangten Färbungsmethoden nicht nachgewiesen werden konnten."

Cornaceae.

Aucuba. Im botanischen Garten zu München fand Eichler (1878, p. 415, Anm. 3) *Aucuba japonica* „immer mit wohlentwickelten Keimlingen, obgleich männliche Pflanzen nicht vorhanden waren". Er knüpft daran die Frage, ob wohl Parthenogenesis vorliegen möchte. Die Sache ist, obwohl die Angabe von einem so zuverlässigen Beobachter stammt, meines Wissens nicht geprüft worden. Doch gibt neuerdings Lombard-Dumas (1904) an, daß männliche Exemplare von *Aucuba japonica* gelegentlich auch einige weibliche Blüten tragen. Wenn auch das Umgekehrte vorkäme, was bisher freilich noch nicht beobachtet worden zu sein scheint, aber natürlich durchaus möglich ist, so wäre damit Eichler's Beobachtung vielleicht erklärt. Immerhin verdiente sie eine exakte Nachprüfung.

Pirolaceae.

Monotropa. Bei *Monotropa hypopitys* und *M. uniflora* ist es zwar nachgewiesen, daß sie bestäubungsbedürftig sind, und daß bei ihnen die Befruchtung regelmäßig und in durchaus typischer Form vor sich geht. Wir müssen sie indessen an dieser Stelle kurz erwähnen, weil bei *Monotropa uniflora* von Shibata (1902) Versuche über experimentelle Parthenogenesis angestellt worden sind. Die Versuche hatten in der Hauptsache negative Ergebnisse, es wurde nur (p. 712) „in einzelnen Fällen die Zweiteilung der vergrößerten [unbefruchteten] Eizelle beobachtet", ohne daß es aber gelang, die dabei wirksamen Faktoren näher zu präzisieren, oder gar die Weiterbildung der Eizelle zum Embryo zu veranlassen.

Digitized by Google

Dagegen gelang es verhältnismäßig leicht, „unter bestimmten Versuchsbedingungen die parthenogenetische, d. h. von der Befruchtung unabhängige Entwicklung des Endosperms“ (p. 711) hervorzurufen. Damit ist experimentell erreicht, was bei anderen Pflanzen unter Umständen spontan eintritt, wie aus den Angaben von Gärtner und Anderen über parthenokarpe Früchte mit endospermhaltigen Samen hervorgeht. Als parthenogenetischen Vorgang kann man das aber wohl nicht betrachten, sondern muß darin einen sich am Gametophyten abspielenden propagativen Prozeß erblicken, der mit der Parthenogenesis nur das gemeinsam hat, daß er unabhängig von den sonst erforderlichen Einflüssen der Bestäubung und Kernverschmelzung vor sich geht.

Myrsinaceae.

Ardisia. Verschiedene Arten der großen Gattung *Ardisia* besitzen, wie schon Braun (1859, p. 150) anführt, Polyembryonie. Jänsch (1905), der *Ardisia crispa* A. DC. cytologisch untersucht hat, gibt an, „daß der Embryo aus Zellen des inneren Integuments und der Chalaza hervorgeht“, bemerkt aber (p. 30): „Ob übrigens bei *Ardisia crispa* die Eizelle, wo sie vorhanden ist, sich weiter zum Embryo entwickeln kann, erscheint nicht ganz ausgeschlossen. Eine bereits einmal geteilte Eizelle wurde in einem Falle bemerkt.“ Da eine Bestäubung durch den übrigens ganz normal ausgebildeten, aber in Kulturversuchen nicht keimenden Pollen nicht stattzufinden scheint, sich auch im Griffel oder der Mikropyle keine Reste von Pollenschläuchen auffinden ließen, würde es sich also hier um einen, allerdings der näheren Untersuchung noch dringend bedürftigen Fall von Parthenogenesis handeln.

Asclepiadaceae.

Vincetoxicum officinale L. Näher zu untersuchen bleibt auch noch das Verhalten von *Vincetoxicum officinale*, bei dem Polyembryonie sehr häufig ist. Sicher ist hier jedenfalls, daß Bestäubung der Embryobildung voraufgehen muß. Chauveaud (1892) vermutet, daß die Polyembryonie bei *Vincetoxicum officinale* und *medium* auf einer Befruchtung der Synergiden und ev. der Antipoden durch die generativen Kerne des Pollenschlauches beruhe, deren ein jeder zwei bis fünf besitzt. Die nähere Untersuchung muß das aufhellen; in diesem Zusammenhange war der Fall nur mit anzuführen, weil unter Umständen eine durch die Bestäubung der Eizelle ausgelöste Apogamie der Synergiden oder Antipoden vorliegen könnte.

Digitized by Google

Cucurbitaceae.

Die Cucurbitaceen gehören zu den Familien, von denen seit alters her immer und immer wieder behauptet worden ist, es komme bei einigen ihrer Gattungen Parthenogenesis oder wenigstens Apomixis vor, ohne daß aber bis jetzt einwandfreie Beweise dafür vorlägen. Ich verweise hinsichtlich der älteren, teilweise außerordentlich unkritisch angestellten Versuche auf Gärtner (1844) und Regel (1859) und deren Kritik, und beschränke mich hier darauf, die neueren Angaben anzuführen.

Bryonia. Focke (1890) hatte bei einer isolierten weiblichen Pflanze von *Bryonia dioica* L. Ansatz von samenhaltigen Früchten beobachtet und daraus, wenn auch mit Vorbehalt, auf Parthenogenesis geschlossen. Mit Recht galten aber seine Versuche wegen des ungenügenden Schutzes gegen Bestäubung nicht als beweisend. Nun sind aber neuerdings die Versuche von Bitter (1904) wieder aufgenommen worden, und zwar mit positivem Erfolge. Er brachte (l. c., p. 101) eine weibliche Pflanze in ein Isoliergewächshaus und beobachtete, daß während der Hauptvegetationszeit alle ihre Blüten abwelkten, ohne Frucht anzusetzen. Erst gegen Ende der Vegetationsperiode kamen einzelne voll ausgebildete Beeren mit Samen zur Reife, von welch letzteren allerdings nur ein kleiner Teil keimfähig war und im nächsten Jahre neun Pflanzen lieferte, die alle männlich waren, wenigstens bis Ende Juli. Weitere Mitteilungen darüber hat Bitter bisher nicht gemacht, insbesondere steht auch noch die cytologische Untersuchung aus, so daß, falls die Tatsache an sich sich bewahrheitet, es immer noch zweifelhaft bleibt, ob Parthenogenesis, Apogamie oder Propagation vorliegt. Unter keinen Umständen kann es sich jedenfalls um habituelle, sondern nur um fakultative Parthenogenesis handeln, die dann wohl auch zur Hauptvegetationszeit inducierbar sein müßte. Ich selbst erhielt übrigens bei einigen allerdings nicht sehr ausgedehnten Kastrationsversuchen mit *Bryonia dioica* im Jahre 1905 und 1907 auch gegen Ende der Vegetationsperiode keine Apomixis, sondern nur Ansätze zur Parthenokarpie, wie sie auch Bitter gelegentlich beobachtet hat. Da der Fall von *Bryonia* besonders wegen der eigentümlichen Geschlechtsverhältnisse der apomiktisch entstandenen Keime spezielles Interesse bietet, ist zu wünschen, daß Bitter sich bald ausführlich über seine weiteren Versuche und ihre Ergebnisse verlauten läßt. (Vgl. auch Correns 1907.)

Cucumis. Auch hier sei unter Übergehung der älteren, bei Gärtner und Regel behandelten Angaben gleich auf die neuesten Arbeiten hingewiesen. Die immer wieder auftauchende Behauptung, daß bei der Gurke auch ohne vorhergehende Bestäubung normale Früchte mit keimfähigen Samen sich bilden könnten, schien durch die

Digitized by Google

sorgfältigen Untersuchungen von Noll (1902) an *Cucumis sativus* definitiv erledigt zu sein, in denen trotz sicher ausgeschlossener Bestäubung sich doch äußerlich normale, aber absolut samenfreie Gurkenfrüchte entwickelten. Es handelt sich danach nur um eine sehr vollkommene Parthenokarpie, nicht aber auch Parthenogenesis. Nun liegt aber eine neuere Angabe von Kirchner (1904, p. 90) vor, wonach unter neun sorgfältig isolierten und vor Bestäubung geschützten weiblichen Blüten der Sorte „Murom'sche Traubengurke" eine eine allerdings kleine Frucht mit 17 tauben und 78 normalen und keimfähigen Samen geliefert hat. Da Noll mit anderen Sorten experimentiert hat, mit „Rytow's Gurke" und der „Großen Schlangengurke", so ist nicht unmöglich, daß die verschiedenen Befunde der beiden Forscher auf verschiedenes Verhalten der Sorten zurückzuführen ist. Doch muß vor der Hand, ehe nicht Bestätigung und die cytologische Untersuchung vorliegt, die Kirchner'sche Angabe noch als unsicher gelten.

Drittes Kapitel.

Die Apogamie.

Apogamie hatten wir definiert als die apomiktische Entstehung eines Sporophyten aus vegetativen Zellen des Gametophyten. Es ist natürlich dabei prinzipiell bedeutungslos, ob als Ausgangspunkt der Sporophyten eine einzige Zelle oder ein Zellkomplex dient; beide Fälle kommen vor.

Apogamie in diesem Sinne ist selbstverständlich nur möglich bei solchen Organismen, bei denen der Gametophyt mehrzellig ist; wo das nicht der Fall ist, wie bei manchen Fucaceen, den Tieren usw., da ist eben nur Parthenogenesis, nicht aber Apogamie möglich.

Da der Gametophyt normalerweise in seinen vegetativen Zellen Kerne besitzt, denen die reducierte Chromosomenzahl zukommt, während für den Sporophyten die diploide Chromosomenzahl das Normale ist, so sind, wenn die Entwicklung von haploidchromosomigen Gametophyten ausgeht, zwei Fälle denkbar: erstens kann die haploide Chromosomenzahl durchgehends beibehalten werden, so daß sie auch den Kernen des apogam entstandenen Sporophyten zukommt. Das ist das, was wir generative Apogamie genannt haben. Zweitens aber ist denkbar, daß durch irgendeinen Prozess vor, bei oder nach dem Beginn der Entwicklung des Sporophyten die Chromosomenzahl verdoppelt wird. Als solchen Vorgang kennen wir die Verschmelzung

Digitized by Google

der Kerne derjenigen Gametophytenzellen, die den Sporophyten liefern, mit eingewanderten Kernen von Nachbarzellen. Da wir hierin zweifellos einen Vorgang erblicken müssen, der die normale Keimzellbefruchtung ersetzt, haben wir ihn als einen der Amphimixis wie der Apomixis gleichgeordneten Vermehrungsprozeß von der Apogamie getrennt und Pseudomixis genannt.

Die eingehendere Behandlung der Pseudomixis fällt außerhalb unseres Themas, so daß wir nur kurz an einem Beispiele erläutern wollen, wie die Pseudomixis im einzelnen vor sich geht. Sie ist offenbar unter den Pteridophyten weiter verbreitet als wir bis jetzt wissen, und wurde auch bei einem Farn, *Lastrea pseudo-mas* var. *polydactyla* Wills zuerst entdeckt (von Farmer, Moore und Digby 1903). Die Kernwanderungen finden hier in Zellen der jüngeren

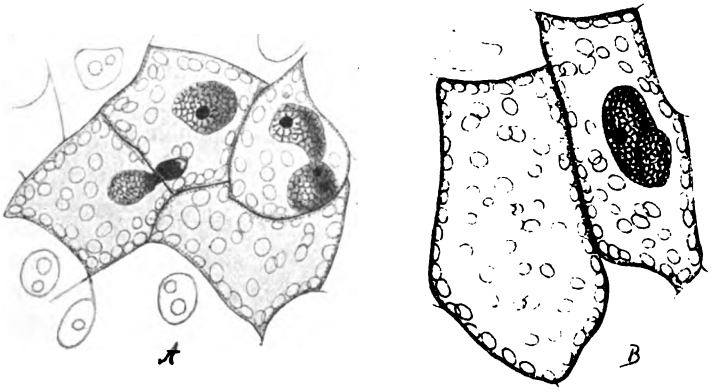


Fig. 6. *Lastrea pseudomas* var. *polydactyla* Wills. Pseudomixis. A. Kernübertritte in verschiedenen Stadien. B. In der einen Prothalliumzelle findet die pseudomiktische Kernverschmelzung statt; daneben die entleerte Nachbarzelle, die den übergewanderten Kern geliefert hat.
(Nach Farmer und Digby 1907, Taf. 19, Fig. 46 und 50.)

Teile des Prothalliums statt, und zwar derart, daß der Kern der einen Zelle sich durch eine feine Pore in die Nachbarzelle hinüberzwängt, um hier sofort oder nach einiger Zeit mit deren Kern zu verschmelzen. Da jeder Kern für sich haploidchromosomig ist, so ist damit wie nach der normalen Befruchtung ein Kern hergestellt, der die für den Sporophyten normale Chromosomenzahl besitzt, eine notwendige Konsequenz des ganzen Vorganges, über deren tatsächliches Eintreten sich Farmer und Digby (1907, p. 177) auch durch Zählungen vergewisserten. Damit ist also sichergestellt, daß im Entwicklungsgang der pseudomiktischen Organismen derselbe periodische Wechsel zwischen einer haploiden und einer diploiden Generation beibehalten wird, wie er bei der normalen Amphimixis stattfindet.

Digitized by Google

Für die Apogamie dagegen ist charakteristisch, daß bei den Organismen, bei denen sie vorkommt, beide Generationen, der Sporophyt wie der Gametophyt, dieselbe Chromosomenzahl in allen Kernen führen. Das kann nun entweder die haploide oder die diploide sein. Trifft ersteres zu, so dient als Ausgangspunkt der apogamen Sporophytenbildung ein normal haploides Prothallium, ein Fall, den wir eben schon erwähnten und als generative Apogamie bezeichneten. Ist dagegen die diploide Chromosomenzahl diejenige, die während des ganzen Entwicklungsganges beibehalten wird, so muß ein von vornherein diploidchromosomiger Gametophyt vorhanden sein, und es liegt somatische Apogamie vor.

Bei der generativen Apogamie wäre es übrigens nicht undenkbar, daß die haploide Chromosomenzahl nicht im gesamten Entwicklungszyklus beibehalten würde, sondern daß, nachdem die Entwicklung des Sporophyten mit der haploiden Chromosomenzahl eingesetzt hat, nachträglich in seinen Zellen eine regenerative Verdoppelung der Chromosomenzahl einträte. Ein solcher Fall ist zwar nicht bekannt, sein Vorkommen ist auch nicht sehr wahrscheinlich, aber theoretisch nicht ausgeschlossen. Tritt diese Chromosomenverdoppelung gleich bei der ersten Teilung der Mutterzelle des Sporophyten ein, etwa derart, daß sich deren Kern teilt, daß aber der Kernteilung keine Zellteilung folgt, sondern ein Wiederverschmelzen der Tochterkerne, so wäre das ein Vorgang, der in gewisser Hinsicht einen Übergang zur Pseudomixis darstellte, und der vor allem an die Parthenomixis erinnern und sich zu dieser verhalten würde, wie die Apogamie zur Parthenogenesis, so daß man ihn etwa als somatogene Parthenomixis der oogenen gegenüberstellen könnte, bei welch letzterer die Zelle, innerhalb deren die Kernfusion eintritt, eine Eizelle ist, während es bei der somatogenen eine vegetative Körperzelle ist. Ehe indessen solche Fälle nicht bekannt sind, hat es wenig Zweck, diese Beziehungen eingehender zu erörtern.

Ebenso könnte auch umgekehrt bei somatischer Apogamie nachträglich, etwa bei der Sporenbildung, eine Reduktionsteilung eingeschaltet werden. Auch dafür aber fehlt es vorerst an Beispielen.

A. Somatische Apogamie.

Als somatische Apogamie bezeichnen wir also denjenigen Modus der Apogamie, bei dem die Mutterzellen des Sporophyten vegetative mit diploidchromosomigen Kernen ausgestattete Zellen des Gametophyten sind. Da nun aber normalerweise die Zellen des Gametophyten stets die reducierte Chromosomenzahl besitzen, so ist ersichtlich, daß die somatische Apogamie immer mit einem anomalen Vor-

Digitized by Google

gang verknüpft sein muß, der für den Gametophyten die Folge hat, daß die Kerne seiner Zellen die diploide Chromosomenzahl anstatt der haploiden erhalten. Es muß mit anderen Worten die Reduktionsteilung unterbleiben.

Ein solcher Vorgang ist denn auch in der längst von Farnen und Moosen, neuerdings auch von Phanerogamen bekannten und vielleicht auch bei Thallophyten vorhandenen Aposporie gegeben. Diese besteht darin, daß der Gametophyt nicht wie gewöhnlich aus einer Spore entsteht, deren Kern die haploide Chromosomenzahl führt, sondern dadurch, daß eine oder mehrere vegetative Zellen des Sporophyten, deren Kerne mit der unreduzierten Chromosomenzahl ausgestattet sind, unmittelbar zu einem nun natürlich auch diploidchromosomigen Gametophyten auswachsen. Es muß indessen bemerkt werden, daß die Aposporie auch zur Entstehung normal haploidchromosomiger Gametophyten führen kann, dann nämlich, wenn abnormerweise der Sporophyt durchgängig die reducierte Chromosomenzahl besitzt, wie das z. B. bei dem generativ apogamen *Nephrodium molle* der Fall ist. Auch kann sich die Aposporie natürlich ebensogut wie mit Apogamie mit Parthenogenesis kombinieren, wie das bei *Hieracium* von Rosenberg beobachtet wurde.

Es ist wahrscheinlich, daß die Beziehungen zwischen somatischer Apogamie und Aposporie sehr enge sind, da die erstere ja ohne die letztere nicht denkbar ist, denn für sie ist das Vorhandensein eines diploidchromosomigen Gametophyten Vorbedingung, und ein solcher kann nur durch Aposporie entstehen, oder aus Sporen, die bei sonst typischer Sporangienentwicklung durch Ausschalten der Reduktionsteilung mit der diploiden Chromosomenzahl versehen worden sind. Und zwar wird man annehmen müssen, daß die Aposporie der primäre Vorgang ist, denn sie ist ohne Apogamie, diese aber nicht ohne Aposporie denkbar. Die somatische Apogamie an sich muß ja durchaus nicht etwa notwendig Aposporie nach sich ziehen, da sie einen normalen Sporophyten mit typisch diploider Chromosomenzahl ergibt, der ohne weiteres die Reduktionsteilung bei der Sporenbildung durchführen könnte. Nur würden dann eben keine diploiden Gametophyten wieder entstehen, und damit wäre die somatische Apogamie unmöglich geworden. Andererseits ist freilich auch zu bedenken, daß die Aposporie ihrerseits nicht notwendig Apogamie (oder Parthenogenesis) zur Folge haben muß, da ja bei der Entstehung der Eier und Spermatozoen eine Reduktion stattfinden und dann Amphimixis eingreifen könnte, und da wir auch den diploidchromosomigen Eiern und Spermatozoen der apospor erzeugten Gametophyten die Fähigkeit zur Amphimixis nicht ohne weiteres absprechen können: nach ihrer Verschmelzung könnte durch eine Reduktionsteilung die diploide Chromosomenzahl wiederhergestellt werden. Immerhin wird man es als sehr wahr-

Digitized by Google

scheinlich bezeichnen dürfen, daß der Eintritt der Aposporie mit Veranlassung zur Ausbildung der somatischen Apogamie gegeben hat. Vielleicht wird es möglich sein, experimentell die Beziehungen aufzuhellen, die zwischen den beiden Erscheinungen bestehen, nachdem Goebel (1907) gezeigt hat, daß man bei manchen Farnen dadurch Aposporie künstlich hervorrufen kann, daß man junge Keimblätter von Sporophyten zu regenerativer Prothalliumbildung veranlaßt. — All das gilt natürlich auch für den Fall, daß nicht Aposporie, sondern das Unterbleiben der Reduktion bei sonst typisch verlaufender Sporenbildung als Mittel benutzt wird, den Kernen des Gametophyten die diploide Chromosomenzahl zu verleihen.

Thallophyten. Unter den Thallophyten scheint Aposporie und damit auch somatische Apogamie nicht vorzukommen. In den zusammenfassenden Werken von Oltmanns (1905) und Lotsy (1907), sowie in der Spezialliteratur, soweit sie mir bekannt ist, wird wenigstens nichts über Aposporie bei Algen oder Pilzen angegeben. Denkbar wäre sie aber wohl, etwa bei Organismen wie *Dictyota*, wenn bei ihnen während der Tetrasporenbildung die Reduktionsteilung unterbliebe und aus der diploidchromosomigen Spore ein diploidchromosomiger Gametophyt entstünde, der dann seinerseits bei der Regeneration aus Thallusstücken wieder eine Tetrasporenpflanze lieferte. Der letztere Vorgang wäre als somatische Apogamie anzusehen. Wir werden später in dem Kapitel über die Beziehungen zwischen Apomixis und Generationswechsel noch auf die Möglichkeit eines solchen Vorganges kurz zurückzukommen haben.

Bryophyten. Bei dem Lebermoos *Anthoceros laevis* hat Lang (1901) einen Fall von Aposporie beschrieben, der bisher der einzige unter den Hepaticis geblieben ist. Dagegen ist unter den Laubmoosen das regenerative Entstehen von Gametophyten aus Sporophytengewebe häufiger beobachtet worden (vgl. die p. 33 citierten Angaben). Da der Gametophyt hier sehr wahrscheinlich diploidchromosomig ist, so ist die Möglichkeit ins Auge zu fassen, daß isolierte Teile von ihm Sporophyten aus Blatt- oder Stengelzellen regenerieren könnten. Dieser Vorgang wäre dann als somatische Apogamie anzusehen. Es wäre erwünscht, daß die apospor entstandenen Moospflänzchen daraufhin näher untersucht würden. —

Während so das Bestehen von somatischer Apogamie bei Thallophyten und Bryophyten zwar keineswegs als unmöglich, aber auch nicht gerade als sehr wahrscheinlich bezeichnet werden kann, liefern uns die

Pteridophyten mehrere genau festgestellte Beispiele dafür. Ja es darf wohl als wahrscheinlich angesehen werden, daß die Mehrzahl der von Pteridophyten überhaupt bekannten Fälle von Apogamie hierhergehören. Sicher sagen läßt sich das aber natürlich nur von

Digitized by Google

solchen Formen, die genau cytologisch untersucht sind, und das sind vorerst nicht allzuviele.

Athyrium Filix-foemina var. *clarissima* Jones. Dieser von Farmer und Digby (1907, p. 163) genauer untersuchte Farn bildet an den Wedeln aus einer peripher gelegenen Zelle des Sporangiums, also apospor, ein Prothallium, das typisch gebaut sein, aber auch Abweichungen von der normalen Gestaltung aufweisen kann, auf deren nähere Schilderung wir indessen hier verzichten müssen. Bemerkenswert und durch zahlreiche Chromosomenzählungen der Autoren über allen Zweifel sichergestellt, ist, daß bei der apogamen Entstehung des Prothalliums keine Reduktion der Chromosomenzahl stattfindet, so daß also der apogam entstandene Gametophyt hier die diploide Chromosomenzahl, etwa 90, besitzt. Auch für die durchaus normal gestalteten Prothallien gilt das. An diesen werden nun normale Antheridien und Archegonien gebildet, in welch letzteren allerdings gewöhnlich die Eizelle verhältnismäßig frühzeitig abortiert. Die Spermatozoen dagegen kommen zur fertigen Ausbildung, ohne daß auch dabei eine Reduktionsteilung stattfände, so daß wir diploidchromosomige Spermatozoen erhalten. Diese sind durchaus typisch geformt, nur — den Regeln der Kernplasmarelation entsprechend — übernormal groß; sie sind lebhaft beweglich und werden durch reife Archegonien angelockt, sind also normal chemotaktisch empfindlich. Trotzdem kommt niemals eine Befruchtung zustande, schon deswegen nicht, weil eben das Ei meistens frühzeitig zugrunde geht. An dem Prothallium aber entsteht nichtsdestoweniger ein Embryo, und zwar durch Ausknospen einer Anzahl vegetativer Prothalliumzellen, die gewöhnlich dem Scheitel des meistens knollenförmig gestalteten Gametophyten genähert liegen. Da die Zellen, die dem zum Sporophyten auswachsenden Embryo den Ursprung geben, Kerne besitzen, die mit der diploiden Chromosomenzahl ausgestattet sind, so handelt es sich in diesem Falle also in der Tat um somatische Apogamie.

Bisher ist zwar *Athyrium Filix-foemina* var. *clarissima* Jones der einzige Farn, von dem die cytologische Untersuchung somatische Apogamie ergeben hat; man wird indessen vermuten dürfen, daß solche in sehr vielen von den Fällen eintritt, wo sich bei Pteridophyten Aposporie mit Apomixis kombiniert. Ebensogut könnte, worauf schon hingewiesen wurde, in diesem Falle freilich auch generative Apogamie oder aber somatische oder generative Parthenogenesis in Betracht kommen, und es kann natürlich nur durch die cytologische Untersuchung von Fall zu Fall entschieden werden, welche der erwähnten Apomixis-Arten eingeschlagen worden ist. Ist die Apomixis aber nicht mit Aposporie verbunden, das Prothallium also auf dem normalen Wege aus einer die reduzierte Chromosomenzahl führenden Spore hervorgegangen, so kann es sich natürlich nur

Digitized by Google

entweder um Pseudomixis oder aber um generative Parthenogenesis oder Apogamie handeln.

Phanerogamen. Auch von einigen wenigen Phanerogamen ist somatische Apogamie bekannt.

Sie ist hier zunächst denkbar als Ausnahmefall bei Pflanzen mit somatischer Parthenogenesis derart, daß ein Embryo anstatt aus der Eizelle aus einer Synergide oder Antipode entsteht, wobei wir in diesen beiden Zellkategorien Prothalliumreste erblicken. Solche Synergiden- und Antipodenembryonen kommen ja bei manchen polyembryonaten Phanerogamen vor, unter den parthenogenetischen Pflanzen ist es aber wohl allein *Alchimilla*, bei der als gelegentliche Ausnahme somatische Apogamie beobachtet worden ist. Murbeck (1902, p. 4) beschreibt einen solchen Fall bei der somatisch parthenogenetischen *Alchimilla sericata* Rchb. (vgl. Fig. 7).

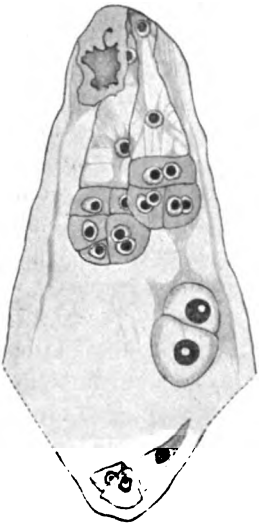


Fig. 7. *Alchimilla sericata* Rchb. Apogame und parthenogenetische Embryobildung nebeneinander. Erklärung im Text. (Nach Murbeck 1902, Fig. 4.)

Wie man sieht, sind hier im Embryosack zwei nebeneinander inserierte Embryonen vorhanden, und es kann nicht zweifelhaft sein, daß der eine aus dem Ei, der andere aus der einen Synergide hervorgegangen ist. Der Antipodenapparat ist normal entwickelt, die zweite Synergide schon halb verschleimt. Wir haben also hier neben dem somatisch-parthenogenetisch aus dem Ei entstandenen Keim einen zweiten Embryo, der somatisch-apogam entstanden ist, da er aus einer vegetativen, diploidkernigen Zelle des Gametophyten ohne Befruchtung erwachsen ist.

Während aber, wie schon erwähnt, dieser Modus der somatischen Apogamie bisher ganz vereinzelt dasteht, ist ein anderer innerhalb der merkwürdigen Familie der Balanophoraceen offenbar weiter verbreitet. Hier wurde die somatische Apogamie durch die Untersuchungen von Treub (1898) an *Balanophora elongata* Bl. sichergestellt, und seine Resultate sind von Lotsy (1899) durch Forschungen über *Balanophora globosa* Jungh. durchaus bestätigt worden, während schon vor Treub van Tieghem (1896) für *Balanophora indica* Wall. an allerdings vielleicht ungenügend fixiertem Material Befruchtungsbedürftigkeit konstatiert hatte.

Bei *Balanophora elongata* geht zunächst die Entwicklung des Gametophyten normal vor sich bis zum Stadium der Achtkernigkeit

Digitized by Google

(vgl. Fig. 8 auf folgender Seite). Die acht Kerne sind wie üblich in zwei Tetraden an den Polen des scharf umgekrümmten Embryosacks angeordnet, von denen die den Eiapparat enthaltende die polare, die andere die antipolare Tetrade genannt sei. Die letztere geht stets frühzeitig zugrunde, ohne daß es auch nur zur Ausbildung von Antipodenzellen gekommen wäre. Auch der ganze Eiapparat abortiert sehr bald schon, nachdem er sich individualisiert hat, und so bleibt einzig und allein der polare Polkern übrig, der sich von vornherein durch seine beträchtliche Größe von den anderen Kernen der polaren Tetrade unterscheidet.

Aus ihm nun entwickelt sich, und zwar ohne daß vorher eine Verschmelzung mit dem um diese Zeit schon abortierten antipolaren Polkern stattgefunden hätte, ein ziemlich groß- und wenigzelliges Gewebe, das natürlich als Endosperm, als Prothallium aufzufassen ist. Und nun wird eine central gelegene Zelle dieses Endosperms zur Embryomutterzelle. Der ganze Vorgang spielt sich ab, ohne daß Befruchtung oder auch nur Bestäubung vorhergangen ist. *Balanophora globosa* Jungh. verhält sich nach Lotsy (1899) in allen Einzelheiten ebenso. Es kommt bei ihr dazu, daß männliche Exemplare auf großen Gebieten, wo die weibliche Pflanze sehr häufig und durchaus fertil ist, gar nicht mehr vorkommen, während *Balanophora elongata* noch in vielen männlichen Individuen vorhanden ist.

Auch die ebenfalls zu den Balanophoraceen gehörige *Helosis guyanensis* Rich. schließt sich in ihrer Embryobildung nach Chodat und Bernard (1900) durchaus an *Balanophora elongata* an. Dagegen liegen die Dinge bei der Balanophoracee *Rhopalocnemis phalloides* Jungh. nach den Untersuchungen von Lotsy (1901) anders, so daß die Treub'schen Befunde bei *Balanophora elongata* nicht etwa als typisch für die Balanophoraceen überhaupt gelten können, nebenbei bemerkt ein Hinweis darauf, daß nicht etwa die eigenartige parasitische Lebensweise der Familie direkt mit der eigenartigen Fortpflanzungsweise verknüpft ist. *Rhopalocnemis phalloides* also bildet überhaupt nur äußerst selten Samen aus; wenn das aber geschieht, so spricht alles dafür, daß der Embryo aus der normal befruchteten Eizelle hervorgeht. Bleibt die Befruchtung aus, so stirbt die ganze weibliche Blüte ab, nachdem innerhalb des Embryosackes die Entwicklung nicht weiter als bis zur Bildung des primären Endospermkernes gegangen war. Lotsy bemerkt zwar (l. c., p. 90), „that no parthenogenesis occurs has not been proved", doch sprechen seine Befunde fast zwingend für die Notwendigkeit der Befruchtung zur Embryobildung.

Auch die ja wenigstens früher allgemein zu den Balanophoraceen gestellte Gattung *Cynomorium* ist nach Pirotta und Longo (1901) und Juel (1903) normalsexual.

Digitized by Google

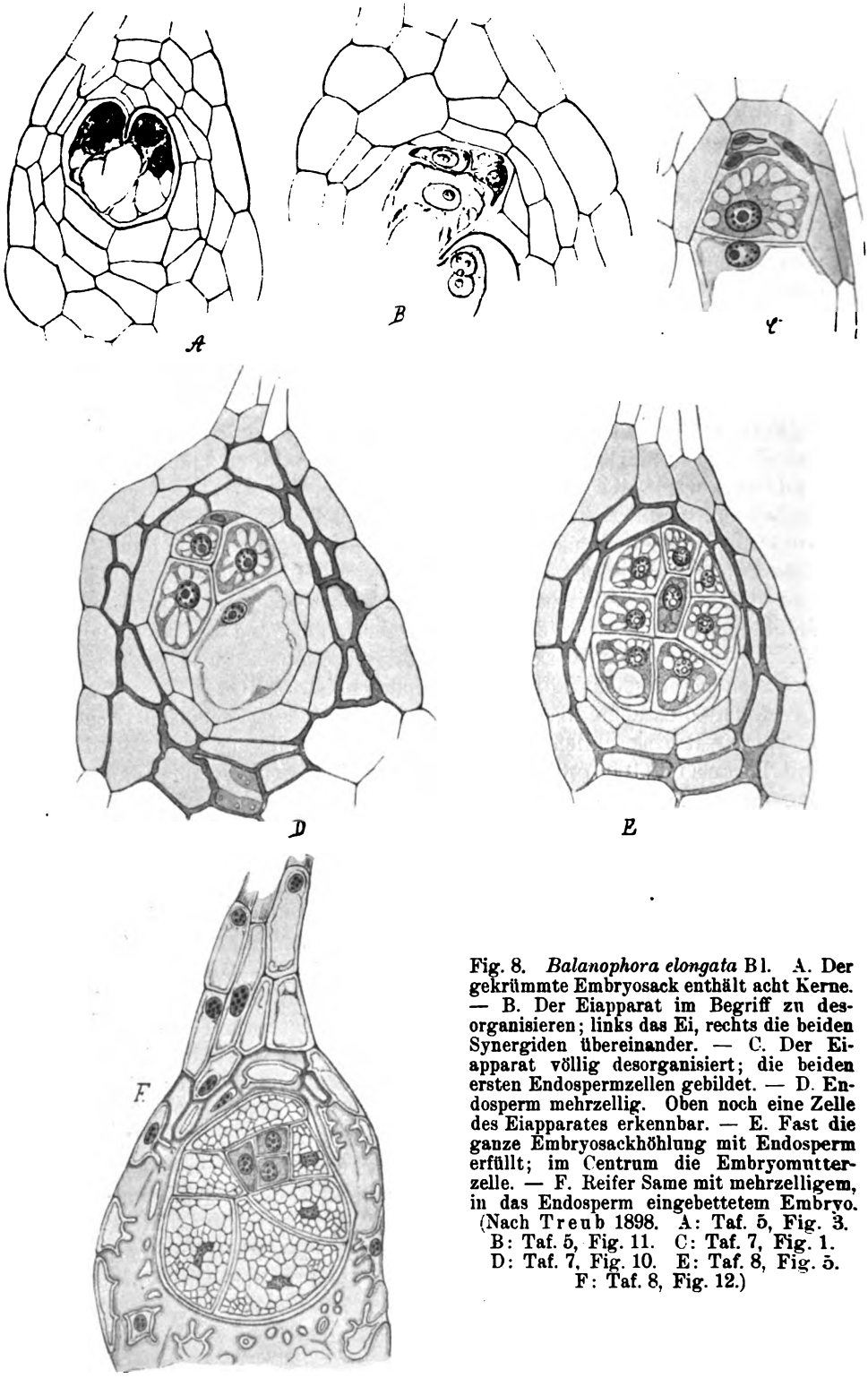


Fig. 8. *Balanophora elongata* Bl. A. Der gekrümmte Embryosack enthält acht Kerne. — B. Der Eiapparat im Begriff zu desorganisieren; links das Ei, rechts die beiden Synergiden übereinander. — C. Der Eiapparat völlig desorganisiert; die beiden ersten Endospermzellen gebildet. — D. Endosperm mehrzellig. Oben noch eine Zelle des Eiapparates erkennbar. — E. Fast die ganze Embryosackhöhlung mit Endosperm erfüllt; im Centrum die Embryomutterzelle. — F. Reifer Same mit mehrzelligem, in das Endosperm eingebettetem Embryo. (Nach Treub 1898. A: Taf. 5, Fig. 3. B: Taf. 5, Fig. 11. C: Taf. 7, Fig. 1. D: Taf. 7, Fig. 10. E: Taf. 8, Fig. 5. F: Taf. 8, Fig. 12.)

Digitized by Google

Für alle die erwähnten apogamen Balanophoraceen muß übrigens noch untersucht werden, ob bei ihnen im Verlaufe der Makrosporenentwicklung eine Reduktionsteilung durchgeführt wird oder nicht. Die bisherigen Untersucher äußern sich darüber nicht, doch muß es auf Grund der von ihnen gegebenen Abbildungen, wie schon Juel (1900, p. 41) bemerkt, als sehr wahrscheinlich gelten, daß die Reduktionsteilung unterbleibt, so daß also alle Kerne des Embryosacks die diploide Chromosomenzahl führen. Sollte aber, was theoretisch natürlich nicht ausgeschlossen ist, doch eine Reduktionsteilung vor sich gehen, die Elemente des Embryosacks also haploidchromosomig sein, so wäre die Apogamie der Balanophoraceen nicht als somatische, sondern als generative aufzufassen. Eine solche könnte übrigens auch dann vorliegen, wenn die Reduktion deshalb unterbliebe, weil schon der Sporophyt nur haploidchromosomig ist. Es müßte also unter allen Umständen durch den Vergleich mit der Mikrosporenentwicklung festgestellt werden, ob der Sporophyt haploid- oder diploidchromosomig ist. Der Nachweis also, daß die Reduktion ausgeschaltet wird, berechtigt noch nicht zu der Schlußfolgerung, daß die dauernd beibehaltene Chromosomenzahl die diploide sei; diese Schlußfolgerung ist vielmehr erst dann berechtigt, wenn gleichzeitig nachgewiesen wird, daß bei der Mikrosporenentwicklung tatsächlich eine Reduktion der Chromosomenzahl erfolgt. Unterbleibt diese aber auch bei der Pollenentwicklung, so wäre daraus zu folgern, daß der ganze Entwicklungsgang der Pflanze mit der haploiden Chromosomenzahl durchgemacht wird, und dies Verhalten wäre im vorliegenden Falle als generative Apogamie aufzufassen. Ehe solche genaue Untersuchungen nicht vorliegen, läßt sich natürlich auch keine definitive Entscheidung geben. Immerhin wird man es aus verschiedenen Gründen vorläufig für wahrscheinlicher halten dürfen, daß somatische, als daß generative Apogamie vorhanden ist, weshalb wir eben auch die Balanophoraceen in diesem Kapitel mit behandelt haben.

B. Generative Apogamie.

Generative Apogamie liegt vor, wenn aus einer vegetativen Zelle des Gametophyten, der in allen seinen Kernen die für den Gametophyten normale haploide Chromosomenzahl führt, direkt, ohne vorhergehende pseudomiktische Kernverschmelzung ein Sporophyt entsteht. Dabei sind wie bei der generativen Parthenogenesis theoretisch zwei Fälle zu unterscheiden, je nachdem nämlich bei der Entwicklung des apogam entstandenen Sporophyten die Chromosomenzahl regenerativ verdoppelt wird oder nicht (vgl. p. 60). Im ersteren Falle würde sich also der Entwicklungsgang mit periodischem Wechsel der Chromo-

Digitized by Google

somenzahl vollziehen, im letzteren Falle bliebe diese immer konstant die haploide. Alle bisher bekannten Fälle von generativer Apogamie haben die zweite der beiden Möglichkeiten verwirklicht, regenerieren also die diploide Chromosomenzahl nicht.

Bei den Moosen, die ja einen sehr regenerationsfähigen vielzelligen Gametophyten besitzen, ist kein Vorkommen von generativer Apogamie bekannt. Es würde vorliegen, wenn etwa aus einem isolierten regenerierenden Moosblatt unmittelbar ein Sporogon entstünde. Wenn aber Teile des Moosgametophyten, der in dieser Hinsicht ja ziemlich genau untersucht ist, überhaupt regenerieren, so bilden sie stets wieder Gametophytengewebe, nie aber unmittelbar einen Sporophyten.

Dagegen liefern uns die Pteridophyten Beispiele generativer Apogamie. Bisher sind allerdings mit Sicherheit nur ihrer zwei bekannt geworden, die kurz angeführt seien.

Lastrea pseudomas var. *cristata apospora* Druery. Abgeschnittene Wedel dieses Farnes bilden nach Farmer und Digby (1907, p. 180) reichlich Prothallien durch Aposporie; die Prothallien entstehen also nicht aus keimenden Sporen, sondern direkt aus Blattzellen, die gewöhnlich der Spitze eines Fiederchens angehören. An diesen mehr oder weniger typisch herzförmig gestalteten Gametophyten entstehen Antheridien reichlich, niemals dagegen Archegonien. Trotzdem entsprossen ihnen Embryonen, die aus einer unmittelbar hinter dem Vegetationspunkt gelegenen Zellgruppe entstehen, also apogam. Eine Reduktion der Chromosomenzahl findet während des ganzen Entwicklungsgangs sicher nicht statt, weder bei der aposporen Prothalliumbildung noch auch bei der Spermatozoenentwicklung in den Antheridien. Auch pseudomiktische Kernverschmelzung ist nicht zu beobachten. So bleibt im ganzen Lebenszyklus des Farnes die Chromosomenzahl in allen Kernen, sowohl des Gametophyten als des Sporophyten, konstant 60.

Was nun hier die Vermutung, daß generative Apogamie vorliegt, daß also der ganze Entwicklungsgang hier mit der haploiden Chromosomenzahl durchgemacht wird, fast zur Gewißheit erhebt, ist die Tatsache, daß bei der typischen *Lastrea pseudo-mas* die reducierte Chromosomenzahl 72, die diploide also 144 beträgt. Und da auch bei den anderen, nicht generativ apogamen Varietäten von *Lastrea pseudomas* die Chromosomenzahl im Sporophyten immer wenigstens über 100 beträgt, so ist die Annahme gewiß gerechtfertigt, daß auch bei der var. *cristata apospora* die diploide Chromosomenzahl etwa 120 sein dürfte, daß also der apogam entstandene Sporophyt in der Tat nur die haploide Chromosomenzahl in seinen Kernen führt.

Nephrodium molle Desv. Noch beweisender für das tatsächliche Vorhandensein generativer Apogamie ist das von Yama-

Digitized by Google

nouchi (1907) bisher nur in einer kurzen vorläufigen Mitteilung geschilderte Verhalten von *Nephrodium molle* Desv.

Man findet bei diesem Farn nebeneinander sexuell und apogam entstandene Sporophyten, die sich äußerlich in keinerlei Weise unterscheiden. In den Prothallien von beiden betrug die Chromosomenzahl in allen Kernen 64 oder 66, und diese Zahl wird bei den sexuell entstandenen Sporophyten natürlich durch die Befruchtung auf 128 oder 132 erhöht. Bei den apogamen Prothallien dagegen, an denen zwar zahlreiche Antheridien mit normal beweglichen Spermatozoen, aber keine Archegonien entstehen, werden Prothalliumzellen direkt ohne pseudomiktische Kernverschmelzung oder regenerative Verdoppelung der Chromosomenzahl zum Embryo, so daß also der apogam entstandene Sporophyt nur haploidchromosomig, dabei aber äußerlich völlig gleich dem diploidchromosomigen sexuell erzeugten Sporophyten ist. In diesem Falle kann es also nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, daß generative Apogamie vorliegt.

Die beiden eben geschilderten Fälle sind bisher die einzigen sichergestellten Beispiele für generative Apogamie im Pflanzenreiche. Doch läßt es sich wohl kaum bezweifeln, daß sich gerade unter den Pteridophyten noch andere finden werden. Sind doch von den sehr zahlreichen apogamen Farnen erst sehr wenig bisher genauer cytologisch untersucht. Aber selbst wenn sie vereinzelt bleiben sollten, genügten sie vollständig zur Feststellung der prinzipiell sehr wichtigen Tatsache, daß durchaus normal gestaltete Sporophyten mit durchweg haploidchromosomigen Kernen möglich sind. Man kann hiernach jedenfalls das Bestehen generativer Apogamie und Parthenogenesis auch bei höheren Pflanzen nicht mehr für unmöglich oder auch nur für unwahrscheinlich halten, wie das z. B. Strasburger (1907, p. 166) tut.

Ob tatsächlich bei höheren Pflanzen generative Apogamie vorkommt, ist noch unentschieden, wenn auch darüber noch nicht viel Untersuchungen vorliegen. Möglicherweise gehören die Fälle hierher, wo sich Embryonen ohne Befruchtung aus Synergiden oder Antipoden bilden. Diese sind ja vegetative Zellen des Gametophyten, und wenn aus ihnen ohne vorhergehende Amphi- oder Pseudomixis Sporophyten entstehen, so läge, da sie ja normalerweise haploidchromosomige Kerne besitzen, generative Apogamie vor.

Am besten bekannt ist hier durch die Untersuchungen von Tretjakow (1895) und Hegelmaier (1897) das Verhalten des polyembryonaten *Allium odorum* L., bei dem innerhalb des normal gestalteten Embryosackes nach erfolgter Befruchtung der Eizelle, und nur dann, sich eine, zwei oder alle drei Antipoden zu Embryonen entwickeln. Es ist dabei durch beide Forscher konstatiert, daß der Pollenschlauch sich nicht weiter hinab als bis zum Eiapparat bewegt

Digitized by Google

und daß auch nur immer ein Pollenschlauch in den Embryosack eintritt, so daß es sich also nicht etwa um eine Befruchtung der Antipoden handeln kann, wie sie sonst wohl gelegentlich vorkommen mag. (Dagegen dürfte das nicht seltene und auch bei *Allium odorum* konstatierte Vorkommen von Synergidenembryonen sich wohl zu allermeist durch eine Befruchtung der Synergiden erklären lassen.)

Es ist nun allerdings noch nicht sicher, ob wirklich keimfähige Pflänzchen aus diesen Antipodenembryonen hervorgehen können. Nach Hegelmaier entwickeln sich die Antipodenkeime niemals sehr weit, während Tretjakow angibt, solche in schon sehr weit fortgeschrittenem Stadium gesehen zu haben. Der Fall verdiente eine erneute Untersuchung mit spezieller Berücksichtigung der cytologischen Verhältnisse. Solange diese noch nicht vorliegt, ist man auf Vermutungen angewiesen, wird aber immerhin mit einiger Wahrscheinlichkeit annehmen dürfen, daß die Entwicklung des Gametophyten normal vor sich gegangen ist, daß also eine Reduktionsteilung stattfand, und die Antipoden somit haploidchromosomig sind. Es lägen dann hier also tatsächlich wenigstens die Anfänge zu einer generativ apogamen Entwicklung vor.

Viertes Kapitel.

Die Parthenogenesis.

Parthenogenesis ist die apomiktische Entstehung eines Sporophyten aus einem Ei. Wie bei der Apogamie haben wir auch bei der Parthenogenesis eine somatische und eine generative Modifikation zu unterscheiden, je nachdem das unbefruchtete Ei, das sich zum Sporophyten entwickelt, einen Kern mit der diploiden oder mit der haploiden Chromosomenzahl besitzt. Wir sehen auch dann, wenn der Keimzellkern mit der unreducierten Chromosomenzahl ausgerüstet ist, in dieser Keimzelle ein Ei oder ein Spermatozoon, eine Auffassung, die nicht von allen Forschern geteilt wird. Doch müssen wir den Nachweis für die Richtigkeit unserer Auffassung einem späteren Kapitel vorbehalten.

Die Zahl der Fälle echter Parthenogenesis, die noch bis vor wenigen Jahren sehr beschränkt war, hat sich durch die Untersuchungen der letzten Zeit auffällig erhöht, und man wird ohne weiteres vermuten dürfen, daß sich auch noch mehr Pflanzen als parthenogenetisch erweisen werden. Sind doch bisher begreiflicher-

Digitized by Google

weise noch verhältnismäßig wenig Gewächse ganz genau auf ihre Fortpflanzungsverhältnisse hin untersucht worden. Immerhin wird die Parthenogenesis stets als im allgemeinen nicht häufiger Ausnahmefall anzusehen sein, wenigstens was die habituelle Parthenogenesis anbelangt; inwieweit etwa die normal amphimiktischen Pflanzen unter gewissen Bedingungen experimentell zu künstlicher Parthenogenesis veranlaßt werden können, ist natürlich eine andere Frage. Jedenfalls ist zur exakten Entscheidung der Frage, ob bei einer bestimmten Species Parthenogenesis vorliegt resp. möglich ist oder nicht, durchaus ihre experimentelle und cytologische Behandlung nötig. Denn wie wenig hier die biologische Beobachtung allein sichere Schlußfolgerungen zu ziehen gestattet, geht aus der überraschenden Feststellung z. B. hervor, daß der Löwenzahn habituell parthenogenetisch ist, eine Pflanze, bei der man das auf Grund unzähliger Beobachtungen über den sehr zahlreichen Insektenbesuch und die regelmäßig dabei stattfindende Pollenübertragung gewiß nicht erwartet hatte. Und so mag unter den Pflanzen, von denen wir auf Grund biologischer Beobachtungen annehmen, daß sie regelmäßig bestäubt werden, noch manche parthenogenetische (oder apogame) Art sein. Die Entscheidung darüber, ob eine Pflanze tatsächlich amphimiktisch ist, kann also immer erst exakt die direkte Konstatierung der erfolgten Befruchtung ergeben.

A. Somatische Parthenogenesis.

Wir bezeichnen als somatische Parthenogenesis die ohne vorhergehende Befruchtung erfolgende Entwicklung einer Eizelle zum Embryo, deren Kern von vornherein die diploide Chromosomenzahl führt. Da nun die Eizelle als Zelle des Gametophyten normalerweise einen haploidchromosomigen Kern besitzt, so ist klar, daß auch die somatische Parthenogenesis wie die somatische Apogamie mit einem Vorgang verbunden sein muß, der den Kernen der Gametophytenzellen anstatt der für sie typischen haploiden die diploide Chromosomenzahl verleiht.

Es sind zwei Modalitäten denkbar, durch die das erreicht werden kann, und für beide sind auch Beispiele bekannt. Erstens kann sich die somatische Parthenogenesis mit Aposporie kombinieren, d. h. also, es kann eine normale, also diploidchromosomige Sporophytenzelle unmittelbar zum Gametophyten auswachsen. Zweitens aber kann der Gametophyt auf dem gewöhnlichen Wege, also aus einer Spore hervorgehen, wobei aber die sonst bei der Sporenbildung stattfindende Reduktionsteilung unterbleibt. Bei den höheren Pflanzen ist der letztere Fall der häufigere. Welcher von beiden jeweils realisiert

Digitized by Google

ist, wird natürlich bei der Besprechung der einzelnen Arten zu erwähnen sein.

Die Mehrzahl der Pflanzen, die überhaupt parthenogenetisch sind, sind, wenigstens insofern es sich um Archegoniaten und Phanerogamen handelt, somatisch parthenogenetisch. Das hängt wohl zweifellos damit zusammen, daß bei Archegoniaten wie bei Phanerogamen die Sporophytengeneration, diejenige also, für die die diploide Chromosomenzahl die normal vorhandene ist, so stark morphologisch über die oft nur wenigzellige Gametophytengeneration dominiert. Und da bei der Parthenogenesis die eine Generation mit der abnormen Chromosomenzahl ausgestattet werden muß, so entfernt sich der ganze Entwicklungsgang weniger von der Norm, wenn die kleine haploide, als wenn die große so sehr viel stärker ausgebildete diploide Generation die abnorme Chromosomenzahl erhält. Umgekehrt ist es oft bei den Thallophyten. Doch ist unseres Erachtens hierauf nicht allzuviel Gewicht zu legen und die principielle Bedeutung, die der Besitz der „normalen" Chromosomenzahl für die Generation hat, nicht zu überschätzen, da ebenso wie die morphologisch geringer ausgebildete Generation die stärker entwickelte bei durchaus typischer Gestaltung mit der abnormen Chromosomenzahl vegetieren kann, wie z. B. der diploidchromosomige Gametophyt der apospor entstandenen Laubmoose und der haploidchromosomige Sporophyt der generativ apogamen Farne beweisen.

Von den Thallophyten und den Bryophyten sind bisher noch keine Vorkommnisse von Parthenogenesis bekannt geworden, die sich mit Sicherheit unter die Rubrik der somatischen Parthenogenesis bringen ließen. Doch sei unter Verweisung auf unser zweites Kapitel daran erinnert, daß vielleicht manche von den Ascomyceten, ferner *Chara crinita* hierher gehören. Auch die apospor entstandenen Moose wären hier zu nennen, falls sie, was freilich nach den bisher vorliegenden Mitteilungen nicht sehr wahrscheinlich ist (vgl. p. 34), spontan parthenogenetisch sein sollten.

Pteridophyten. Unter den „apogamen" Farnen sind mehrere Formen, bei denen die nähere Untersuchung ergeben hat, daß sie somatisch parthenogenetisch sind. Es sind das *Athyrium Filix-foemina* var. *clarissima* Bolton, *Scolopendrium vulgare* var. *crispum Drummondae* und wahrscheinlich auch *Athyrium Filix-foemina* var. *unco-glomeratum* Stansfield nach Farmer und Digby (1907), und *Marsilia Drummondii* R. Br. nach Shaw (1897) und Strasburger (1907).

Athyrium Filix-foemina var. *clarissima* Bolton erzeugt, wie zuerst von Druery festgestellt wurde, apospor Prothallien aus den Spitzen der Fiedern oder in der Nähe der stets sterile Sporangien besitzenden Sori. An diesen Prothallien entstehen sehr reichlich Embryonen, die ausnahmslos aus Eizellen hervorgehen. Diese finden sich

Digitized by Google

in durchaus typisch gestalteten Archegonien, wie auch die Antheridien ganz normal ausgebildet sind und zahlreiche Spermatozoen enthalten, die sich in keinerlei Weise von denen des typischen amphimiktischen *Athyrium Filix-foemina* unterscheiden, lebhaft beweglich sind und dank ihrer normalen chemotaktischen Empfindlichkeit in den Hals des Archegoniums eindringen. Zu einer normalen Befruchtung aber kommt es nicht, da nie ein Spermatozoon in das Ei selbst eindringt, so daß, wenn die männlichen Elemente hier überhaupt einen Einfluß auf die Entwicklung des Eies haben, dieser in einer stofflichen Reizung bestehen müßte, die von dem bis in die Nähe des Eies vorgedrungenen Spermatozoon ausginge. Sehr wahrscheinlich ist eine solche Einwirkung nicht; da es aber Farmer und Digby bei der Reichlichkeit, mit der beiderlei Sexualorgane an den Prothallien erzeugt werden, nicht gelang, rein weibliche Prothallien isoliert zu beobachten, so muß die Möglichkeit einer Mitwirkung des Spermatozoons offen bleiben.

Als noch nicht über alle Zweifel experimentell sichergestellt muß freilich aus demselben Grunde die Parthenogenesis hier überhaupt gelten. Alle etwaigen Zweifel werden aber durch die Tatsache behoben, daß der Kern des Eies bei seiner ersten Teilung nicht mehr Chromosomen besitzt, als er vorher hatte, was natürlich beim Stattfinden einer Befruchtung unmöglich wäre. Und zwar beträgt die Chromosomenzahl etwa 84. Sie kehrt in allen Zellen des Prothalliums und in allen Zellen des Sporophyten wieder, bleibt also während des ganzen Entwicklungsganges konstant, so daß die beiden Generationen die gleiche Chromosomenzahl besitzen, und in keinem Entwicklungsstadium eine Reduktionsteilung eingeschaltet wird.

Daß es nun hier die diploide und nicht die haploide Chromosomenzahl ist, die sowohl der Sporophyt wie der Gametophyt besitzen, geht mit sehr großer Wahrscheinlichkeit daraus hervor, daß die Prothalliumkerne des typischen *Athyrium Filix-foemina* gegen 40, seine Sporophytenkerne gegen 80 Chromosomen führen. Das Unterbleiben der Reduktionsteilung bei der Sporenbildung gibt uns an sich natürlich noch keine Anhaltspunkte dafür, daß es sich um die unreducierte Chromosomenzahl handelt, da die Reduktion ja auch dann ausbleiben müßte, wenn die haploide Chromosomenzahl allein vorhanden wäre.

Wir haben also hier einen Sporophyten mit der für ihn normalen und einen Gametophyten mit der für ihn abnormen Chromosomenzahl, und es ist beachtenswert, daß der letztere auch bei der Ausbildung der Keimzellen die zu hohe Chromosomenzahl nicht durch die Einschaltung einer Reduktionsteilung korrigiert. Besonderer Nachdruck ist auch darauf zu legen, daß der Sporophytenembryo immer und ausnahmslos aus dem Ei, niemals aus einer anderen Prothalliumzelle hervorgeht, immer also parthenogenetischer und nie apogamer Entstehung ist. Man muß daraus schließen, daß zwischen dem Ei und

Digitized by Google

allen anderen Prothalliumzellen trotz der gleichen abnormen Chromosomenzahl, die beide besitzen, wesentliche Unterschiede bestehen, eine Schlußfolgerung, auf die wir noch werden zurückzukommen haben.

Es sei noch bemerkt, daß, wie Farmer und Digby ausdrücklich festgestellt haben, im ganzen Prothallium keine pseudomiktischen Kernwanderungen und Verschmelzungen vor sich gehen.

Ganz ähnlich scheint sich auch *Athyrium Filix-foemina* var. *uncoglomeratum* Stansfield zu verhalten, doch gelang es Farmer und Digby (1907, p. 171) bisher noch nicht, den Vorgang der Embryobildung im einzelnen zu beobachten. Aposporie ist auch bei dieser Varietät vorhanden, und der Embryo entsteht an den mit Archegonien und Antheridien versehenen Prothallien stets endogen und in Verbindung mit einem Archegonium. Die Chromosomenzahl beträgt etwa 100 und bleibt konstant dieselbe in allen Entwicklungsstadien. Kernwanderungen im Prothallium ließen sich nicht beobachten. Bis auf weiteres wird man annehmen dürfen, wie aus diesen Angaben hervorgeht, daß sich die var. *unco-glomeratum* Stansfield wie die *clarissima* Bolton verhält, also somatisch parthenogenetisch ist.

Dagegen ist es wieder bei *Scolopendrium vulgare* var. *crispum Drummondae* sicher, daß der Sporophytenkeimling aus der unbefruchteten Eizelle entsteht (Farmer und Digby 1907, p. 172ff.). Bei dieser Form entspringen apospor dem Rande des Blattes zahlreiche Prothallien, an denen sich Antheridien und Archegonien ausbilden, beide in durchaus typischer Weise. Doch kommt es nie zur Befruchtung, die oft geradezu unmöglich wäre, da sich das Ei, schon ehe der Archegoniumhals sich öffnet, mit einer Membran umgeben kann. Kernübertritte sind nicht zu beobachten. Der Embryo entwickelt sich aus der unbefruchteten Eizelle. Eine Reduktion der Chromosomenzahl findet weder beim Übergang vom Sporophyten zum Gametophyten noch auf sonst einem Entwicklungsstadium statt, so daß alle Kerne etwa 80 bis 100 Chromosomen besitzen. Daß das die diploide Chromosomenzahl ist, wird dadurch äußert wahrscheinlich gemacht, daß das typische *Scolopendrium vulgare* im Sporophyten Kerne mit 64, im Gametophyten solche mit 32 Chromosomen führt.

In allem Wesentlichen ebenso wie die eben besprochenen Polypodiaceen verhält sich unter den Marsiliaceen *Marsilia Drummondii* R. Br.

Bei dieser Art hatte zuerst Shaw (1897) festgestellt, daß „over 50 p. c. of the isolated female prothallia produced embryos, while not more than 69 p. c. of those which were mixed with male prothallia produced embryos". Durch diese Angaben von Shaw bestimmt, wählte Nathansohn (1900) Marsilien zu seinen Versuchen, experimentell durch Temperaturerhöhung Parthenogenesis bei an sich amphimiktischen Pflanzen zu inducieren. Auf seine positiven Angaben, wonach

Digitized by Google

das bei *Marsilia vestita* und einigen anderen Arten gelungen sein soll, brauchen wir nicht einzugehen, da Strasburger (1907, p. 141 ff.) bei einer sorgfältigen Nachuntersuchung Nathansohn's Angaben nicht bestätigen konnte. Darnach ist also anzunehem, daß mit einziger Ausnahme der *Marsilia Drummondii*, die sich als somatisch parthenogenetisch erwies, alle Marsilia-Arten obligatorisch amphimiktisch sind (untersucht wurden bisher von Strasburger l. c. *Marsilia elata, hirsuta, nardu, quadrifoliata* und *vestita;* bei *Marsilia salvatrix* hat Hanstein 1865 die Befruchtung beobachtet. Nur bei *Marsilia macra* führt Strasburger l. c., p. 157 Beobachtungen an, die darauf schließen lassen, daß sie sich vielleicht ähnlich wie *M. Drummondii* verhält). Auch die Angabe von Nathansohn (l. c., p. 109), er habe bei *Pilularia*, bei der Sadebeck (nach brieflicher Mitteilung an Herrn Pfeffer) adventive Embryobildung beobachtet habe, „gelegentlich auch echte Parthenogenesis konstatieren" können, kann als nicht genügend begründet angesehen werden; zu beachten ist jedenfalls, daß Arcangeli (1876) ausdrücklich experimentell feststellte, daß am Prothallium von *Pilularia*, wenn die Eier nicht befruchtet werden, propagative Wucherungen auftreten, während die Eier zugrunde gehen, ohne auch nur den Anfang einer Entwicklung zu zeigen. — Wir haben uns also vorerst lediglich mit *Marsilia Drummondii* zu beschäftigen, wobei wir uns durchgehends auf die Untersuchung von Strasburger (1907) beziehen.

Strasburger konnte zunächst feststellen, daß bei den von ihm untersuchten amphimiktischen Marsilia-Arten die Kerne der Gametophyten je 16, die der Sporophyten je 32 Chromosomen besaßen. Dagegen führten die Kerne sowohl der Prothallien wie der Keimanlagen bei *Marsilia Drummondii* die gleiche Chromosomenzahl, und zwar betrug diese 32. Daraus ist natürlich mit größter Wahrscheinlichkeit zu schließen, daß hier der ganze Entwicklungscyklus mit der diploiden Chromosomenzahl vollführt wird. Da nun der Embryo regelmäßig aus dem unbefruchteten Ei entsteht, so liegt also typische somatische Parthenogenesis vor. Eine Befruchtung ist hier schon deswegen sicher ausgeschlossen, weil der Archegoniumhals sich gar nicht öffnet, und auch die Bauchkanalzellen nicht verschleimen. Die Entwicklung der parthenogenetischen Keime verläuft durchaus übereinstimmend mit der geschlechtlich erzeugter.

Während nun aber bei den somatisch apogamen und parthenogenetischen Polypodiaceen, soweit sie bisher untersucht sind, sich die Parthenogenesis mit Aposporie kombinierte, wird bei *Marsilia Drummondii* der andere zur Diploidchromosomigkeit der Gametophytenkerne führende Weg eingeschlagen, d. h. es unterbleibt bei der äußerlich normal verlaufenden Sporenbildung die Reduktionsteilung. Das Prothallium geht also in typischer Weise aus einer Spore hervor, diese

Digitized by Google

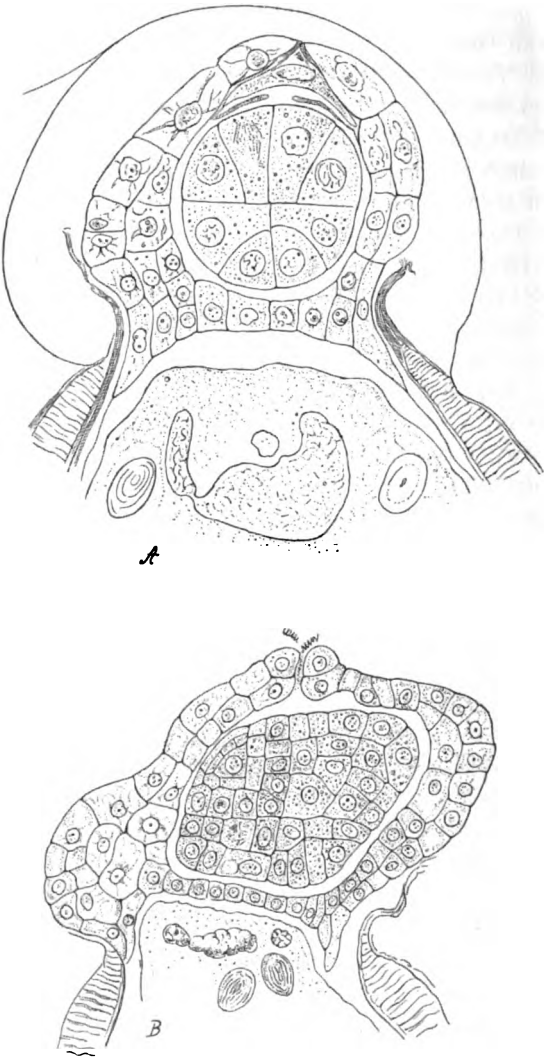


Fig. 9. A. *Marsilia Drummondii.* Parthenogenetisch entstandene Keimanlage (nach Strasburger 1907, Taf. 4, Fig. 27). — B. *Marsilia vestita.* Geschlechtlich erzeugte Keimanlage. Im und am Archegoniumhals abgestorbene Spermatozoiden. In A ist die Kanalzelle erhalten, in B der Archegoniumhals offen. (Nach Strasburger 1907, Taf. 6, Fig. 55.)

aber ist von Haus aus mit einem diploidchromosomigen Kerne versehen; und da der so erzeugte diploide Gametophyt die bei der Sporenbildung ausgeschaltete Reduktionsteilung auch bei der Ei- und Spermatozoenbildung nicht wieder einschiebt, resultieren naturgemäß auch diploidchromosomige Kerne in den Keimzellen.

Digitized by Google

Wichtig und sich an mehrfach bei parthenogenetischen Angiospermen Festgestelltes anschließend ist die Beobachtung, daß die Kerne der Sporenmutterzellen doch noch gewissermaßen einen Ansatz zur Reduktionsteilung nehmen, denn es stellt sich regelmäßig bei ihnen eine Synapsis ein. Dann aber wird zur typischen Karyokinese zurückgegangen, indem bei der Diakinese sich die Chromosomen nicht zu bivalenten Körpern vereinigen, sondern getrennt bleiben. Das gilt sowohl von der Makrosporen- wie auch von der Mikrosporenentwicklung, bei welch letzterer übrigens Entwicklungsstörungen recht häufig zu beobachten sind, was auch wieder an parthenogenetische Phanerogamen erinnert. Sehr bemerkenswert ist ferner noch, daß häufig bei der Mikrosporenbildung, gelegentlich aber auch bei der Makrosporenbildung normale oder mehr oder weniger unregelmäßige heterotypische Spindeln beobachtet wurden. „Es eröffnet damit sich die Möglichkeit, daß fertige Sporokarpien neben diploiden Makrosporen auch haploide führen können. Vorausgesetzt nun, es gelänge so ausgestalteten Pflanzen auch keimfähige Mikrosporen zu reifen, so wäre nicht ausgeschlossen, daß bei der Aussaat sowohl auf apogamem, als auch auf geschlechtlichem Wege Keimlinge entständen" (Strasburger 1907, p. 159). Das ist noch näher zu untersuchen.

Schließlich sei noch angeführt, daß in Übereinstimmung mit den neueren Ansichten über die Kernplasmarelation die Zellen und Kerne in den diploidchromosomigen Prothallien der parthenogenetischen *Marsilia Drummondii* erheblich größer sind, als die der haploidchromosomigen Gametophyten der amphimiktischen *Marsilia vestita*.

Phanerogamen. Alle bisher von Phanerogamen genauer bekannten Fälle von Parthenogenesis haben sich als somatische erwiesen. Die beiden bei apomiktischen Organismen möglichen Wege, Gametophyten mit diploidchromosomigen Kernen zu erzielen, nämlich das Unterbleiben der Reduktionsteilung bei der Sporenbildung und Aposporie, sind beide auch bei Phanerogamen realisiert. Doch scheint, soweit sich die Verhältnisse jetzt überblicken lassen, die Kombination der Parthenogenesis mit Aposporie sehr erheblich seltener benutzt zu werden als der andere Weg, wodurch die Phanerogamen in einen gewissen Gegensatz zu den Pteridophyten kommen.

Die hier anzuführenden Untersuchungen sollen in historischer Reihenfolge besprochen werden. Zuerst haben wir daher die Komposite *Antennaria alpina* (L.) R. Br. zu erwähnen, bei der Juel im Jahre 1900 den ersten unzweifelhaften Fall von Parthenogenesis bei Phanerogamen durch eingehende cytologische Untersuchung nachwies, nachdem allerdings die Vermutung, diese Art möchte parthenogenetisch sein, schon mehrfach geäußert worden war. Zuerst von Kerner (1876), der den experimentellen Nachweis erbrachte, daß die nebenbei bemerkt diöcische *Antennaria alpina* imstande ist, unter

Digitized by Google

Umständen, die eine Bestäubung sicher ausschlossen, keimfähige Samen zu reifen. Auch von floristischer Seite ist die Pflanze mehrfach als parthenogenesisverdächtig angesehen worden, wie die Bemerkung von Loew (1894, p. 111) beweist: *Antennaria alpina* ist „vermutlich parthenogenetisch, da die Pflanze an zahlreichen Stellen fruchtet und männliche Blüten nicht bekannt sind (Vahl, Lange, Warming); Hartman (Handbok i Skand. Flora p. 7) beschreibt jedoch männliche Pflanzen nach Exemplaren, die 1842 von Laestadius gefunden wurden." Ob einer der drei citierten Autoren direkt die Vermutung, daß Parthenogenesis vorliege, geäußert hat, habe ich nicht feststellen können. Natürlich waren alle diese Angaben nicht für Parthenogenesis beweisend, da auch Adventivembryobildung nach dem Schema der *Caelebogyne ilicifolia* vorliegen konnte. Die Entscheidung zugunsten echter Parthenogenesis erfolgte erst 1898 durch eine vorläufige Mitteilung von Juel (1898). Im gleichen Jahre berichtete Greene (1898), *Antennaria plantaginifolia* sei parthenogenetisch, was noch zu bestätigen und genauer zu untersuchen ist, und die von Nelson (1902, p. 115) gelegentlich ausgesprochene Vermutung, es möchten wie *Antennaria alpina* auch einige nordamerikanische Arten der Gattung parthenogenetisch sein, wurde neuerdings von Leavitt und Spalding (1905) für *Antennaria fallax* und *neodioica* als den Tatsachen entsprechend bestätigt. Nach denselben Autoren ist endlich auch bei *Antennaria canadensis* und *Parlinii* das Bestehen von Parthenogenesis wahrscheinlich. Nach alledem ist jedenfalls sicher, daß die Parthenogenesis innerhalb der Gattung *Antennaria* nicht nur bei der Species *alpina* zur Ausbildung gekommen ist, wenn auch vorerst diese Art die einzige genauer untersuchte geblieben ist. Andererseits ist auch sicher, daß nicht alle Arten der Gattung parthenogenetisch geworden sind; so ist z. B. die von Juel zum Vergleich genau untersuchte *Antennaria dioica* normal amphimiktisch geblieben.

Daß bei *Antennaria alpina*, deren Entwicklungsgang an der Hand der Angaben Juel's kurz geschildert werden soll, männliche Stöcke außerordentlich selten sind, wurde schon erwähnt. Juel konnte einige solche männliche Exemplare untersuchen und fand, daß ihre Staubbeutel, wenn nicht völlig steril, doch nur in sehr geringem Grade fertil sind. Wie bei *Marsilia Drummondii* und der Mehrzahl der noch zu besprechenden parthenogenetischen Phanerogamen verläuft also die Mikrosporenentwicklung nicht normal.

Was die Makrosporenbildung anbelangt, so verläuft diese bei der amphimiktischen *Antennaria dioica* durchaus nach dem normalen Phanerogamenschema, d. h. die Mutterzelle teilt sich durch eine Reduktionsteilung in vier Tochterzellen, von denen die basale, von vornherein größte unter Verdrängung der anderen zum Embryosack wird. Natürlich haben dann diese Makrospore und der in ihr ent-

Digitized by Google

stehende Gametophyt die haploide Chromosomenzahl, während der Sporophyt durch die bei der Befruchtung erfolgende Kernverschmelzung wieder die diploide erhält.

Wesentlich anders verläuft die Makrosporenbildung bei *Antennaria alpina*: hier unterbleibt nämlich die Vierteilung der Embryosackmutterzelle, so daß diese direkt zum Makrospore wird. Natürlich fällt damit auch die sonst an dieser Stelle durchgeführte Reduktionsteilung aus, und da auch bei der weiteren Ausgestaltung des Makrosporeninhaltes, also bei der Ausbildung des Gametophyten, eine solche nicht eingeschaltet wird, so resultiert ein Gametophyt, dessen Zellen die diploide Chromosomenzahl besitzen. Im übrigen ist er durchaus

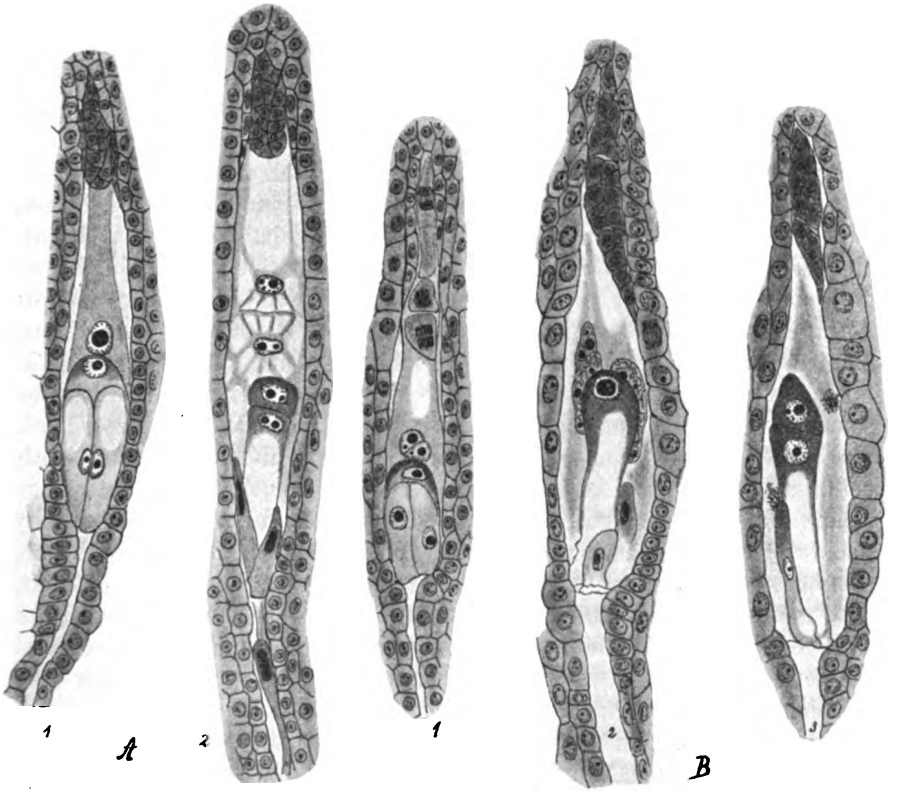


Fig. 10A. *Antennaria dioica*. Normale geschlechtliche Embryobildung. 1. Befruchtungsreifer Embryosack, unten der Eiapparat, oben die Antipodenwucherung. — 2. Embryo zweizellig. In der Mikropyle noch Reste des Pollenschlauches; neben dem Embryo die verfallenden Synergiden. (Nach Juel 1900, Fig. III, p. 18.)

Fig. 10B. *Antennaria alpina*. Parthenogenetische Embryobildung. 1. Fertig ausgebildeter Embryosack. Die beiden Synergiden liegen vor dem Ei, die beiden Polkerne nebeneinander. — 2. Die Eizelle beginnt auszuwachsen, die Polkerne bereiten sich zur Teilung vor. In der Mikropyle keine Spur eines Pollenschlauches. — 3. Embryo zweizellig, Polkerne in Teilung. (Nach Juel 1900, Fig. V, p. 23.)

Digitized by Google

normal gestaltet, abgesehen davon, daß die beiden Polkerne nicht wie bei *Antennaria dioica* miteinander zu einem Zentralkern verschmelzen. Eine Bestäubung und Befruchtung findet nie statt, und das Ei entwickelt sich in der aus der Figur (10 B) unmittelbar ersichtlichen Weise zum Embryo.

Es liegt also typische Parthenogenesis vor. Ob es sich dabei um somatische oder um generative Parthenogenesis handelt, ob also die Chromosomenzahl, die während des ganzen Entwicklungsganges beibehalten wird, die diploide oder die haploide ist, läßt sich in diesem Falle allerdings mit voller Gewißheit nicht entscheiden, da nicht feststeht, ob bei der Mikrosporenentwicklung eine Reduktion erfolgt. Ist das der Fall, dann wäre es natürlich sicher somatische Parthenogenesis; verläuft aber auch die Pollenbildung ohne Reduktionsteilung, so kann ebensogut generative Parthenogenesis vorliegen. Der Vergleich mit *Antennaria dioica* ist hier auch nicht entscheidend. Bei dieser amphimiktischen Art beträgt die reducierte Chromosomenzahl 12, 13 oder 14, die diploide 24, 25 oder 26, während die bei *Antennaria alpina* beibehaltene Chromosomenzahl etwa 45 bis 50 beträgt. Würde sie 25 betragen, dann könnte man wohl annehmen, daß beide Arten ursprünglich gleiche Zahlen gehabt hätten, und daß also die diploide bei der parthenogenetischen Species allein übrig geblieben sei. Da aber die Chromosomenzahlen beider Arten von Anfang an verschieden gewesen sein müssen, so läßt sich aus einem Vergleich beider kein sicherer Rückschluß darauf ziehen, ob 45 bis 50 bei *Antennaria alpina* die diploide oder aber die haploide Chromosomenzahl ist. Denn ebensogut wie sie bei *alpina* doppelt so hoch als bei *dioica* sein konnte, konnte sie natürlich auch viermal so hoch sein. Immerhin darf es wohl aus Gründen der Analogie als wahrscheinlich angesehen werden, daß die bei *Antennaria alpina* allein noch vorhandene Chromosomenzahl von 45 bis 50 die diploide ist, so daß also in der Tat somatische Parthenogenesis vorliegt. Möglich, daß spätere Untersuchungen über die Mikrosporenentwicklung das noch entscheiden können. Sollte übrigens der Kern der Embryosackmutterzelle auch bei *Antennaria alpina* gewisse Vorstadien der Reduktionsteilung durchmachen, wie das einige Beobachtungen von Juel (1901, p. 20) vermuten lassen, und wie es z. B. bei den parthenogenetischen Alchimillen der Fall ist, so würde auch das darauf hinweisen, daß die diploide Chromosomenzahl vorhanden ist. Denn jene Prophasen wird man natürlich sehr viel eher bei einem diploid- als bei einem haploidchromosomigen Kern erwarten.

Die Entdeckung von Juel, daß *Antennaria alpina* parthenogenetisch ist, blieb nicht lange vereinzelt. Schon 1901 veröffentlichte Murbeck Untersuchungen, aus denen hervorging, daß innerhalb der großen Rosaceen-Gattung *Alchimilla* parthenogenetische Samenbildung

Digitized by Google

weit verbreitet ist. Er hatte erst durch Kulturversuche (Murbeck 1897) festgestellt, daß in den Samen zahlreicher nord- und mitteleuropäischer Alchimillen der Embryo zur vollen Ausbildung gelangt, ohne daß eine Befruchtung stattfindet. Das konnte auf Parthenogenesis, aber auch auf Adventivembryobildung beruhen. Die ausführliche entwicklungsgeschichtliche Untersuchung (Murbeck 1901) ergab, daß der Embryo aus der Eizelle entsteht. Später hat Strasburger (1904) an sehr umfangreichem Material die Angaben von Murbeck nachuntersucht, sie in allem Wesentlichen bestätigt und nach verschiedenen Richtungen hin erweitert. Wir wollen im folgenden das Verhalten der parthenogenetischen Arten der Gattung kurz nach den Arbeiten der beiden Forscher schildern. (Die kleine Arbeit von Hegelmaier 1906 über die Alchimillen des schwäbischen Jura enthält nichts wesentlich Neues für unsere Frage.)

Die Parthenogenesis scheint innerhalb der sehr artenreichen Gattung *Alchimilla* auf die Sektion Eualchimilla beschränkt, in dieser aber so häufig zu sein, daß nur ganz wenige Arten von Eualchimillen sexuell geblieben sind; bemerkenswert ist, daß das ausschließlich hochalpine Arten sind (z. B. *Alchimilla pentaphylla, A. gelida, A. glacialis, A. grossidens* u. a.). Die anderen, parthenogenetischen Eualchimillen verhalten sich in allen wesentlichen Punkten gleich.

Das Archespor ist bei *Alchimilla* wie bei allen Rosaceen vielzellig, es wird aber normalerweise nur eine gewöhnlich central gelegene Archesporzelle zur Makrosporenmutterzelle. Als solche wird sie frühzeitig durch ihre Größe kenntlich, sowie, was besonders zu beachten ist und an das erinnert, was Strasburger bei der parthenogenetischen *Marsilia Drummondii* fand, dadurch, daß ihr Kern in die Synapsis eintritt und auffallend lange in diesem Zustande verharrt. Er unternimmt also gewissermaßen noch den Versuch, die heterotypische Teilung durchzuführen, durchläuft aber nur deren Prophasen und geht dann, anstatt die Reduktionsteilung fortzusetzen, in den typischen Teilungsvorgang über. Die beiden so entstandenen Tochterzellen können sich noch ein- oder mehrmal weiterteilen, und von den resultierenden Makrosporen gelangt eine zur Keimung, wird also zum Embryosack und liefert einen durchaus normal gestalteten Gametophyten mit typischem Eiapparat. Aus dem Ei entwickelt sich der Embryo, ohne daß Bestäubung und Befruchtung erfolgte. Wie bei *Antennaria* verschmelzen die beiden Polkerne gewöhnlich nicht miteinander.

Bei den sexuell gebliebenen Eualchimillen verläuft die Entwicklung genau so mit dem Unterschiede, daß bei der Makrosporenbildung die übliche Chromosomenreduktion beibehalten ist, und daß der Embryo erst nach erfolgter Befruchtung aus dem Ei entsteht. Ebenso verhalten sich natürlich auch die Alchimillen aus der Untergattung

Digitized by Google

Aphanes, so *A. arvensis*. Alle sexuell gebliebene Alchimillen sind übrigens chalazogam.

Da also bei der Makrosporenbildung der parthenogenetischen Eualchimillen die Reduktionsteilung unterbleibt, so haben Sporophyt und Gametophyt die gleiche Chromosomenzahl. Diese beträgt 64, und das ist zweifellos die diploide Chromosomenzahl. Denn bei allen Eualchimillen ist die Chromosomenzahl die gleiche, und da sich unter ihnen noch einige amphimiktische Vertreter finden, bei denen die Reduktion bei der Sporenbildung noch stattfindet, so ließ sich feststellen, daß die reducierte Chromosomenzahl 32, die diploide 64 beträgt. Also haben wir es hier sicher mit somatischer Parthenogenesis zu tun.

Auffällig ist, daß, wie Strasburger (1904, p. 108) konstatierte, „bei den meisten Arten der Eualchimillen gegen ein Drittel der Präparate verbildete oder verkümmerte Samenanlagen führt". Sehr viel stärker aber sind die Störungen bei der Mikrosporenbildung. Nur bei den sexuell gebliebenen Arten geht sie ganz ungestört vor sich, bei den parthenogenetischen aber zeigen sich die verschiedensten Grade der Pollenverbildung: bei manchen Arten gehen schon die Pollenmutterzellen vor der ersten Teilung zugrunde, bei anderen gehen sie nur eine Teilung ein und es desorganisieren sich die Teilprodukte, bei manchen endlich wird zwar die Tetradenteilung durchgeführt, liefert aber verkümmernde und sich nicht normal ausgestaltende Pollenkörner. Es sind da übrigens auch bei Stöcken derselben Art Verschiedenheiten zu beobachten. —

Die nächste Gattung, innerhalb deren Arten mit parthenogenetischer Keimbildung gefunden wurden, ist die Ranunculaceen-Gattung Thalictrum. Schon 1896 hatte Day (1896) beobachtet, daß rein weibliche Exemplare von *Thalictrum Fendleri* auch bei Abwesenheit männlicher Stöcke derselben oder irgendeiner anderen Thalictrum-Art reichlich Samen ansetzten, die sich als keimfähig erwiesen und eine aus männlichen und weiblichen Individuen gemischte Nachkommenschaft ergaben. Day hatte daraus auf Parthenogenesis geschlossen, was freilich, da ja auch Nucellarembryonie vorliegen konnte, noch auf cytologischem Wege zu erweisen wäre. Eine solche cytologische Untersuchung über *Thalictrum Fendleri* steht noch aus; es muß aber doch als wahrscheinlich gelten, daß die Art tatsächlich parthenogenetisch ist (auch trotz der Bemerkung von Loew in Knuth's Handbuch, Bd. 3, Abt. 1, p. 301, Day's Versuchsergebnisse seien, wenn *Thalictrum Fendleri* polygame Geschlechtsverteilung besitze, noch kein Beweis für Parthenogenesis), da Overton (1902 und 1904), durch die Mitteilung von Day veranlaßt, die Fortpflanzungsverhältnisse von *Thalictrum purpurascens* L. untersuchte, mit dem Ergebnis, daß diese Art sicher wenigstens partiell parthenogenetisch ist. Das ergab

Digitized by Google

die cytologische Untersuchung von weiblichen Blüten der streng diöcischen Pflanze, die im Gewächshaus unter Umständen, die eine Bestäubung mit Sicherheit ausschlossen, keimfähige Samen erbracht hatten, und bei denen der Embryo aus der Eizelle hervorging. Merkwürdigerweise ging aber nun aus der gleichzeitigen Untersuchung von weiblichen Blüten, die im Freien am natürlichen Standorte gesammelt worden waren, hervor, daß hier neben parthenogenetischer Samenbildung auch echte Befruchtung erfolgen kann, so daß bei dieser Art die Bestäubung als möglich, aber nicht als unbedingt erforderlich, die Parthenogenesis also als scheinbar fakultativ gelten mußte. Die Untersuchung des Jahres 1904 hellte das näher auf; der ausführliche Bericht darüber steht noch aus, so daß wir uns an die vorläufige Mitteilung (Overton 1904) zu halten haben.

Die Mikrosporenentwicklung verläuft bei *Thalictrum purpurascens* zum Unterschiede von den parthenogenetischen Antennaria- und Alchimilla-Arten durchaus normal und liefert keimfähigen Pollen. Dabei findet in der üblichen Weise eine Reduktionsteilung statt, durch die die diploide Chromosomenzahl 24 auf die haploide 12 gebracht wird. Das gleiche kann auch bei der Makrosporenbildung eintreten. Das Archespor ist hier einzellig und liegt hypodermal. Die Archesporzelle teilt sich in eine Deck- und in eine Embryosackmutterzelle, welch letztere sich durch eine Tetradenteilung in vier übereinanderangeordnete Makrosporen teilt, von denen die innerste zur Keimung gelangt. Dabei findet während der Tetradenteilung die Chromosomenreduktion von 24 auf 12 statt, so daß die Makrosporen und der aus der einen von ihnen entstehende Gametophyt wie üblich die haploide Chromosomenzahl in ihren Kernen führen.

Daneben aber finden sich Ovula, in denen die Entwicklung des Embryosackes sonst genau ebenso verläuft, wie es eben beschrieben wurde, nur findet während der Tetradenteilung keine Chromosomenreduktion statt, so daß also bei der Keimung der Makrospore ein Gametophyt mit diploidchromosomigen Kernen entsteht. Die Blüten, in denen das der Fall ist, schließen sich also in ihrem Verhalten durchaus den parthenogenetischen Eualchimillen an, Sporophyt wie Gametophyt haben beide die diploide Chromosomenzahl, in diesem Falle also 24.

Es liegt nun auf Grund dieser Feststellungen natürlich nahe, anzunehmen, daß diejenigen Eier, die zu einem haploidchromosomigen Gametophyten gehören, nur nach Befruchtung Embryonen liefern, während die Eier mit diploidchromosomigem Kern parthenogenetisch sind. Exakt beweisen läßt sich das auf direktem Wege nicht, da man ja, um die Chromosomenzahl feststellen zu können, die Blüte opfern muß. Da aber sämtliche von Overton untersuchten Embryonen 24 Chromosomen in ihren Kernen führen, die reducierten Eier aber,

Digitized by Google

falls auch sie parthenogenetisch wären, Embryonen mit je 12 Chromosomen im Kern liefern müßten, während die unreducierten Eier, falls sie befruchtet würden, Embryonen mit 36-chromosomigen Kernen ergeben würden, so erscheint die eben gezogene Schlußfolgerung unvermeidlich. Übrigens bemerkt Overton (1904, p. 278): „Ich konnte an bestäubten weiblichen Pflanzen oft Pollenschläuche in der Mikropyle der Samenanlage und sogar im Kontakt mit dem Ei beobachten, auch Fälle der Verschmelzung des zweiten Spermakerns mit dem Endospermkern. Andererseits fehlen mir Präparate mit der Verschmelzung von Spermakern und Eikern. Aus diesem Grunde darf ich auch nicht positiv behaupten, daß zur normalen Keimentwicklung stets Befruchtung notwendig ist, wenn auch alle sonstigen Tatsachen und die Beobachtungen an Pflanzen im Freien keinen Zweifel darüber lassen, daß Befruchtung stattfinden kann, wenn das Ei die reduzierte Zahl der Chromosomen führt."

Wir haben also hier die sehr bemerkenswerte Tatsache, daß bei ein und derselben Species amphimiktische und somatisch parthenogenetische Blüten nebeneinander vorkommen. Und zwar müssen wir annehmen, daß die Zahl beider gleich groß ist, denn Overton (1902, p. 373) sagt ausdrücklich, daß vor Bestäubung geschützte Pflanzen „showed quite as many seeds per plant as those which had been fertilized and grew in the field". Es wäre sehr wichtig, daß dieser Umstand genauer untersucht würde, denn wenn bestäubte und vor Bestäubung geschützte Pflanzen gleichviel Samen producieren, so kann das entweder darauf beruhen, daß sich unter allen Umständen nur die parthenogenetischen Samen ausbilden, wonach also überhaupt keine Befruchtung mehr stattfände, oder aber darauf, daß die Zahl der amphimiktischen Blüten genau gleich der der parthenogenetischen wäre: bei Isolierung würden letztere allein sich entwickeln, bei erfolgender Bestäubung dagegen brächten nur die ersteren Samen, und es wäre dann die Hilfsannahme nötig, daß nur dann Parthenogenesis benutzt würde, wenn keine durch Befruchtung entstandenen Keime sich entwickelten. Es müßte mit anderen Worten von den amphimiktisch erzeugten Keimen eine hemmende Einwirkung auf die an sich zu spontaner Entwicklung befähigten Eier ausgeübt werden. Das wäre eine prinzipiell wichtige Tatsache, die *Thalictrum purpurascens* zu einem geeigneten Objekt für die experimentelle Behandlung mancher für das Verständnis der Parthenogenesis bedeutsamen Frage machen würde; weitere Beobachtungen sind hier dringend erforderlich.

Von Einzelheiten sei noch angeführt, daß auch bei *Thalictrum purpurascens* der Kern der Embryosackmutterzelle selbst in den Fällen, wo er keine Reduktionsteilung durchmacht, wenigstens deren Prophasen aufzuweisen scheint, sowie daß hier die Polkerne immer ver-

Digitized by Google

schmelzen. In den parthenogenetischen Blüten setzt die Endospermbildung regelmäßig vor der ersten Teilung des Eies ein.

Es mögen noch mehr Thalictrum-Arten parthenogenetisch sein; daß es nicht alle sind, geht daraus hervor, daß Day und Overton bei *Thalictrum dioicum* die Notwendigkeit der Bestäubung ausdrücklich konstatiert haben. —

Die bisher allgemein für obligatorisch amphimiktisch gehaltene Kompositen-Gattung Taraxacum ist die nächste, die sich in einer ganzen Reihe von Arten als parthenogenetisch erwies. Hier hatten zuerst Andersson und Hesselman (1900, p. 15), freilich aus durchaus unzureichenden Gründen, die Vermutung ausgesprochen, eine auf Spitzbergen einheimische Taraxacum-Species möge parthenogenetisch sein. Das Verdienst, nachgewiesen zu haben, daß nicht weniger als zwölf Arten von *Taraxacum* imstande sind, bei sicherem Ausschluß der Bestäubung keimfähige Samen zu reifen, gebührt Raunkiaer (1903), der Fruchtbildung an isolierten rein weiblichen Taraxacum-Pflanzen (*T. Ostenfeldii*, *T. paludosum*) sowie an hermaphroditischen beobachtete, bei denen die Bestäubung dadurch unmöglich gemacht worden war, daß bei ihnen an jungen Blütenköpfchen zu einer Zeit, als die Blüten noch sämtlich geschlossen waren. alle Narben und Staubbeutelröhren durch einen kurz oberhalb der Fruchtknoten geführten Schnitt entfernt wurden. Die Blüten vertrugen diese radikale Operation und reiften ihre Fruchtknoten zu Achänen, die sich von normalen nur durch den Pappusstumpf unterschieden. Befruchtung scheint wenigstens bei den zwölf von Raunkiaer untersuchten Arten gar nicht mehr vorzukommen, und Raunkiaer vermutet, daß alle Arten der Gattung habituell parthenogenetisch sind, was indessen noch der näheren Bestätigung bedarf, zumal Handel-Mazetti (1907) in seiner Monographie der Gattung *Taraxacum* Bastarde beschreibt.

Damit war freilich erst festgestellt, daß viele Taraxacum-Arten nicht der Bestäubung bedürfen, um zu fruchten; ob das auf Parthenogenesis oder auf Adventivembryonie beruhte, blieb zunächst noch unentschieden. Daß ersteres der Fall war, die Embryonen also aus der unbefruchteten Eizelle hervorgehen, wurde bei *Taraxacum officinale* von Kirchner (1904, p. 87) an kastrierten Blüten festgestellt und von Murbeck (1904, p. 287ff.) etwas ausführlicher auch für *Taraxacum vulgare* (Lam.) Raunk. und *Taraxacum speciosum* Raunk., zwei im botanischen Garten in Lund wildwachsende Arten konstatiert. Während aber Kirchner und Murbeck nur die fertig entwickelten Embryosäcke untersucht haben, verfolgte Juel (1904 und 1905) die Entwicklung der Samenanlage unter Berücksichtigung der Kernverhältnisse, so daß sich die Parthenogenesis von *Taraxacum* wenigstens einigermaßen auch in den Einzelheiten

Digitized by Google

überblicken läßt, wenn auch weitere Untersuchungen noch erwünscht sind.

Die Makrosporenentwicklung verläuft bei *Taraxacum officinale* so, daß die Embryosackmutterzelle sich nur einmal teilt; von den so entstandenen Tochterzellen wird die basale direkt zur Makrospore, innerhalb deren bei ihrer Keimung ein normal ausgebildeter Gametophyt sich ausbildet. Aus dem Ei geht der Embryo hervor. Wie durch Juel erwiesen ist, findet während dieser Vorgänge keine Reduktionsteilung statt, so daß die Kerne der Makrospore und der Gametophytenzellen die unreducierte Chromosomenzahl, nämlich 26 erhalten. Daß das die diploide Chromosomenzahl ist, die Parthenogenesis also als somatische zu bezeichnen ist, erhellt daraus, daß die Kerne der Mikrosporen, bei deren Entwicklung die Reduktionsteilung nicht ausgeschaltet ist, je 13 Chromosomen haben. Es ist aber auch hier wieder zu beobachten, daß der Kern der Embryosackmutterzelle die Prophasen der heterotypischen Teilung sogar bis zur Diakinese durchmacht, um erst dann in die homöotypische zurückzugehen.

Näher zu untersuchen sind bei *Taraxacum* auch noch die Reduktionserscheinungen bei der Mikrosporenbildung. Bei *Taraxacum officinale* scheint sie normal zu verlaufen, bei anderen Arten, so bei *T. decipiens, Ostenfeldii, paludosum, speciosum* und anderen, enthalten aber die fertigen Staubbeutel überhaupt keinen Pollen mehr. —

Durch den Erfolg seiner Versuche bei *Taraxacum* angeregt, dehnte sie Raunkiaer in Verbindung mit Ostenfeld (Raunkiaer and Ostenfeld 1903) auf zahlreiche andere Kompositengattungen aus, mit positivem Erfolge aber nur bei der außerordentlich artenreichen Gattung Hieracium. Bei 20 verschiedenen, mehreren Gruppen der Untergattungen Pilosella und Archieracium angehörenden Arten dieser Gattung erfolgte reichliche Fruchtbildung auch in Blütenköpfchen, die nach der für *Taraxacum* beschriebenen Methode kastriert worden waren. Die embryologische Untersuchung wurde wiederum von Kirchner (1904, p. 87) bei *Hieracium aurantiacum* und von Murbeck (1904, p. 291 ff.) bei *Hieracium grandidens, serratifrons* und *colophyllum* vorgenommen, mit dem Ergebnis, daß in allen Fällen der Embryo aus den Eizellen hervorging. Ostenfeld (1904a) stellte noch ausdrücklich fest, daß die von kastrierten Blüten gebildeten Samen keimfähig waren. Overton hat nach Strasburger (1904, p. 117) die Angaben von Ostenfeld und Raunkiaer im Bonner botanischen Garten mit dem gleichen Ergebnisse nachgeprüft.

Die Mitteilung, daß wahrscheinlich alle Pilosellen und Archieracien parthenogenetisch seien, mußte deswegen ganz besonderes Interesse erregen, weil Hieracien-Bastarde auch aus diesen beiden Untergattungen bekannt waren (vgl. Zahn 1904, Correns 1905, p. 348 ff.). Da viele dieser Bastarde experimentell von einem so zuverlässigen

Digitized by Google

Forscher wie Mendel hergestellt worden waren, war an ihrem tatsächlichen Bestehen nicht zu zweifeln; überdies stellte Ostenfeld (1904 b) selbst einen Bastard zwischen *Hieracium pilosella* und *aurantiacum* her, denen er später (Ostenfeld 1906) noch mehrere andere anreihte, deren Eltern ebenfalls Arten waren, von denen es feststand, daß sie nach Kastration keimfähige Samen ansetzen können. Übrigens stellte es sich heraus, daß nicht alle Arten der beiden Untergattungen parthenogenetisch sind, sondern nur die Mehrzahl; so sind z. B. im Subgenus Pilosella *Hieracium auricula*, im Subgenus Archieracium *Hieracium umbellatum* amphimiktisch geblieben.

Die Tatsache, daß für ein und dieselbe Species die Befähigung zur Parthenogenesis und zur Amphimixis festgestellt worden war, bot nach dem, was Overton bei *Thalictrum purpurascens* gefunden hatte, der Erklärung keine prinzipiellen Schwierigkeiten. Correns (1905, p. 250) deutete auch diese Erklärungsmöglichkeit an und führt zu ihren gunsten eine Beobachtung von Mendel an, „nach der ein Hieracienköpfchen, das durch Parthenogenesis a keimfähige Früchtchen hervorbringt, nach möglichst frühzeitiger Belegung aller Narben mit fremden Pollen a+b keimfähige Früchtchen bringt, von denen a die Mutterpflanze, b den Bastard geben". Wie die Dinge tatsächlich liegen, darüber brachten zwei wichtige Arbeiten von Rosenberg (1906 und 1907) Aufklärung. Nach ihnen wollen wir einen kurzen Überblick über die Fortpflanzungsverhältnisse der nicht mehr normal amphimiktischen Hieracien geben, wobei freilich bemerkt werden muß, daß unsere Kenntnisse darüber noch sehr lückenhaft und weitere Arbeiten über die sehr interessante Gattung dringend erwünscht sind.

Der Übersichtlichkeit wegen bringen wir die Hieracien hinsichtlich ihrer Fortpflanzungsverhältnisse in drei Gruppen, von denen die erste alle Arten umfaßt, bei denen die normale Amphimixis in der typischen Form beibehalten worden ist. Hierher scheinen alle nicht zu den Sektionen Pilosella und Archieracium gehörigen Arten zu rechnen; ausdrücklich durch Kastrationsversuche festgestellt ist es allerdings bisher erst durch Ostenfeld (1906) für *Hieracium venosum* und *H. Gronowii*, die der Untergattung Stenotheca angehören. Aber auch *Hieracium umbellatum* aus dem Subgenus Archieracium und *H. auricula* aus dem Subgenus Pilosella sind, wie schon erwähnt, obligatorisch amphimiktisch. Alle diese zur ersten Gruppe gehörenden Species interessieren uns an dieser Stelle nicht, da sie sich in ihrem Verhalten in keinerlei Weise von anderen normal sexuellen Phanerogamen principiell unterscheiden.

Zur zweiten Gruppe zählen wir alle die Hieracien, die rein somatisch parthenogenetisch nach dem Schema der Eualchimillen sind, bei denen also die Diploidchromosomigkeit des Gametophyten einfach durch Ausschaltung der Reduktionsteilung erreicht wird, und

Digitized by Google

zur dritten Gruppe diejenigen, bei denen sich die somatische Parthenogenesis mit Aposporie kombiniert. Dabei müssen wir aber gleich bemerken, daß die Grenzen zwischen diesen drei Gruppen keineswegs sehr scharfe sind, da es Arten gibt, die gleichzeitig zu allen drei Gruppen oder zu zweien von ihnen gehören können.

Von den nicht apomiktischen Hieracien sei nur erwähnt, daß nach Rosenberg (1907, p. 148 u. 150) bei *Hieracium auricula* die haploide Chromosomenzahl 9, die diploide 18 beträgt. Für *H. venosum* sind die entsprechenden Zahlen 7 und 14, für *H. umbellatum* nach Juel (1905) 9 und 18.

Von den apomiktischen Hieracien sind bisher nur *Hieracium aurantiacum, excellens* und *flagellare* näher untersucht worden. Sofern sich die an diesen drei Arten gewonnenen Ergebnisse verallgemeinern lassen, scheinen sie zu dem Schlusse zu führen, daß bei der Gattung *Hieracium* besonders häufig die Kombination der somatischen Parthenogenesis mit der Aposporie auftritt, und daß Arten, die rein unsrer zweiten Gruppe angehören, verhältnismäßig selten sind.

Die Mikrosporenentwicklung verläuft bei *Hieracium flagellare* normal und liefert Pollen, deren Kerne die reducierte Chromosomenzahl 21 besitzen. Bei *Hieracium excellens* findet sich in den fertigen Antheren kein Pollen mehr, da er, wie die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung lehrt, schon vor oder während der Reduktionsteilung desorganisiert wird. Die haploide Chromosomenzahl scheint etwa 17 zu betragen.

Die Makrosporenentwicklung sei zunächst für *Hieracium flagellare* geschildert. Das Archespor ist wie bei allen anderen Hieracien einzellig, und der ganze Nucellus besteht nur aus dieser einen Archesporzelle und einer sie umhüllenden Epidermis-Zelllage. Die Archesporzelle stellt zugleich die Embryosackmutterzelle dar, die durch eine Tetradenteilung vier Makrosporen liefert, von denen die innerste zur Keimung gelangt, also zum Embryosack wird. Da mit der Tetradenteilung eine Reduktion der Chromosomenzahl von 42 auf 21 verbunden ist, so entsteht ein normaler Gametophyt mit haploidchromosomigen Kernen, und die ganze Entwicklung verläuft also durchaus typisch.

Aber das ist nun bei *Hieracium flagellare* sehr selten zu beobachten. Es kommt zwar vor, daß die Makrosporenentwicklung in der eben geschilderten Weise verläuft, aber in den allermeisten Fällen kommt der normale Entwicklungsprozeß nach oder oft auch schon vor der Tetradenteilung zum Stillstand, und an Stelle der Makrospore liefert eine somatische Zelle des Sporophyten den Embryosack. Das kann eine Epidermiszelle des Nucellus, aber auch eine Zelle aus der Chalazaregion oder vom Integumente sein. Fig. 11 erläutert diesen merkwürdigen Vorgang. Bei A ist die Makrosporentetrade deutlich

Digitized by Google

noch erkennbar, neben ihr aber liegt eine größere Zelle, deren embryonale Natur unverkennbar ist. Sie hat sich bei B weiter vergrößert, während die Degeneration der Tetrade fortgeschritten ist, und bei C ist sie zum Embryosack im Stadium der Zweikernigkeit geworden und bereits sehr viel größer als der Nucellus mit den Makrosporenresten, der rechts oben in der Figur noch kenntlich ist. Von da geht die Entwicklung des Ersatzembryosackes durchaus normal weiter, die Antipoden, Synergiden und die Eizelle werden ausgebildet, und zwei Polkerne wandern zueinander hin und legen sich aneinander, um später zu verschmelzen. Die Eizelle des so entstandenen Embryosack teilt sich dann und bildet den Embryo, ohne befruchtet worden zu sein.

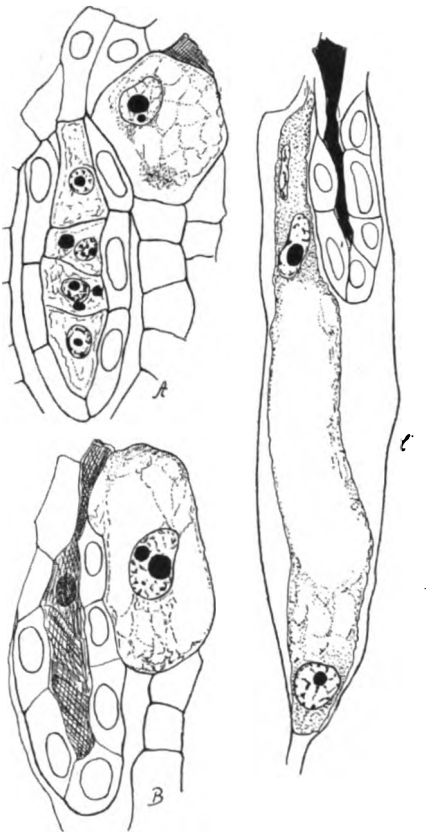


Fig. 11. *Hieracium flagellare.* Erklärung im Text. (Nach Rosenberg 1907, Fig. VII, p. 158.)

Zweifellos hat Rosenberg (1906, p. 159) Recht, wenn er diesen Vorgang als Aposporie auffaßt. Denn der Gametophyt entsteht ja nicht aus der Spore, sondern aus einer vegetativen Zelle des Sporophyten. Und da diese die unreducierte Chromosomenzahl, in diesem Falle 42, besitzt, und bei ihrer Entwicklung zum Gametophyten auch keine Reduktionsteilung eingeschaltet wird, so sind auch die Kerne des Gametophyten, also auch der Eizellkern mit der diploiden Chromosomenzahl ausgerüstet, während die Endospermkerne je 82 Chromosomen führen müssen. Es liegt also somatische Parthenogenesis in Kombination mit Aposporie vor.

Wie wir sahen, kann bei *Hieracium flagellare* die Embryosackentwicklung auch ganz normal verlaufen und zur Entstehung von Gametophyten mit haploidchromosomigen Kernen führen. Es kommen hier also nebeneinander amphimiktische und apomiktische Blüten vor, und zwar nicht nur an demselben Individuum, sondern sogar in ein

Digitized by Google

und demselben Blütenköpfchen. Doch sind bei *H. flagellare* die apospor entstandenen Embryosäcke weit häufiger als die normalen.

Gelegentlich kommt es übrigens auch vor, daß sich beide Embryosäcke nebeneinander entwickeln, so daß schließlich in demselben Ovulum ein typischer und ein aposporer Embryosack nebeneinander vorhanden sind. Wird das Ei des ersteren infolge der Bestäubung mit einer anderen Hieraciumart befruchtet — eigenen reifen Pollen entwickelt die Art ja nicht —, so können auch zwei Embryonen ausgebildet werden. Einige solche Fälle gibt Fig. 12 wieder. Bei A sind zwei

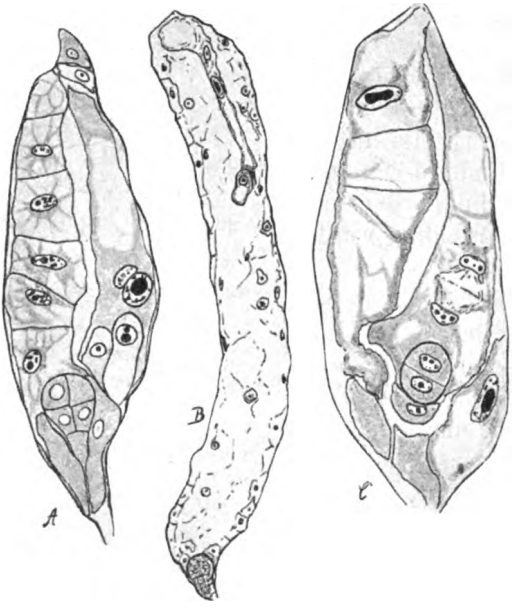


Fig. 12. *Hieracium flagellare.* Erklärung im Text. (Nach Rosenberg 1907, Fig. XI, p. 161.)

Embryosäcke vorhanden, von denen der linke bereits Endosperm und einen Embryo besitzt, während der rechte, wahrscheinlich der typische, sich nicht weiter entwickelt hat, vermutlich weil die Befruchtung ausblieb. B stellt ein offensichtlich älteres Stadium dar, in dem der typische noch das Ei und die Polkerne zeigende Embryosack völlig vom Endosperm des aposporen umschlossen ist. Bei C endlich sind zwei Embryosäcke zu sehen, beide mit Embryo und Endosperm. Hinsichtlich weiterer solcher Einzelheiten muß auf Rosenberg's Originalarbeit verwiesen werden.

Hieracium excellens verhält sich insofern ganz ähnlich, als auch bei ihm normale und apospore Embryosackentwicklung in der für *Hieracium flagellare* geschilderten Weise eintreten kann. Aber die

Digitized by Google

Zahl der normalen Embryosäcke ist hier verhältnismäßig erheblich größer als bei der letzteren Art, und so erklärt es sich, daß Ostenfeld bei Bestäubung von *Hieracium excellens* mit Pollen von *H. aurantiacum* Hybride erhalten konnte. Offenbar sind es die Eier der typischen Gametophyten, die bei diesen Bastardierungsversuchen den Embryo liefern, wenn es freilich a priori auch nicht als ausgeschlossen gelten kann, daß auch in den apospor entstandenen Gametophyten die diploiden Eizellen befruchtungsfähig sind. Vielleicht läßt sich das gerade innerhalb der Gattung Hieracium entscheiden.

Außer der normalen und der aposporen Entstehungsweise des Embryosackes findet sich nun bei *Hieracium excellens* wenn auch selten noch eine dritte: wie bei *Taraxacum* nämlich teilt sich die Embryosackmutterzelle nur einmal und mit der unreducierten Chromosomenzahl. Auch so entsteht also ein Gametophyt, dessen Kerne mit der diploiden Chromosomenzahl ausgerüstet sind; es kommt das aber nicht durch Aposporie, sondern durch Ausbleiben der Reduktionsteilung zustande.

Hieracium aurantiacum bildet nach Rosenberg (1907, p. 158) fast ausschließlich apospore Embryosäcke, die gewöhnlich aus einer Epidermiszelle des Nucellus hervorgehen. Vielleicht indessen findet sich hier auch noch eine wesentlich andere Art der Embryosackbildung, die darin besteht, daß nach dem zweiten Teilungsschritte die Wandbildung zwischen den beiden hinteren Kernen der Tetrade ausbleibt, worauf diese beiden mit der haploiden Chromosomenzahl ausgestatteten Kerne miteinander verschmelzen. Aus dieser Zelle entwickelt sich dann der Embryosack. Die Beobachtungen, auf die sich Rosenberg hierbei stützt, sind allerdings noch sehr lückenhaft und bedürfen der Bestätigung. Sollten sie diese finden, so läge ein Vorgang vor, der in mancher Hinsicht an pseudo- und parthenomiktische Prozesse erinnerte. —

Die letzte Phanerogame endlich, bei der mit Sicherheit Parthenogenesis konstatiert worden ist, ist die Thymelaeacee *Wikstroemia indica* (L) C. A. Mey. (Winkler 1904 und 1905). Das ist ein im indisch-malayischen Gebiete weit verbreiteter Strauch, der das ganze Jahr hindurch blüht und reichlich fruchtet, obwohl normaler Pollen sehr selten ist. Daß die Fruchtbildung hier ohne Mitwirkung des männlichen Elementes erfolgen kann, wurde durch zahlreiche Kastrationsversuche festgestellt; wahrscheinlich findet eine Befruchtung überhaupt nie mehr statt. Die cytologische Untersuchung ergab, daß der Embryo aus der Eizelle hervorgeht, es handelt sich also um echte Parthenogenesis.

Wie schon erwähnt wurde, verläuft die Mikrosporenentwicklung nur sehr selten normal, wobei eine Reduktion der diploiden Chromosomenzahl 52 auf die haploide 26 stattfindet. Meistens treten schon

Digitized by Google

vor oder während der Tetradenteilung Entwicklungsstörungen auf, die zur Desorganisation der Mikrosporen führen. Bei der Entwicklung der Makrospore ist bemerkenswert, daß die Makrosporenmutterzelle direkt, ohne eine Tetradenteilung einzugehen, zur Makrospore wird. Da mit der Tetratenteilung auch die Reduktionsteilung unterdrückt wird, sind die Kerne der Makrospore und des Gametophyten, den diese bei ihrer Keimung in durchaus typische Ausbildung liefert, mit der diploiden Chromosomenzahl 52 ausgerüstet. Diese kehrt denn auch in den Kernen des sich aus dem unbefruchteten Eie entwickelnden Embryos wieder. Die Samen erwiesen sich als keimfähig. Es liegt demnach also somatische Parthenogenesis vor, und zwar in einer Form, die sich durchaus an die bei *Taraxacum* vorkommende anschließt. —

Überblicken wir rückschauend die Vorkommnisse von somatischer Parthenogenesis, so finden wir sie verteilt auf folgende Familien:

Polypodiaceae (*Athyrium Filix-foemina* var. *clarissima* Bolton und var. *unco-glomeratum* Stansfield; *Scolopendrium vulgare* var. *crispum Drummondae*),
Marsiliaceae (*Marsilia Drummondii* R. Br.),
Ranunculaceae (*Thalictrum purpurascens*, *Th. Fendleri*),
Rosaceae (*Alchimilla* § *Eualchimilla*),
Thymelaeaceae (*Wikstroemia indica*),
Compositae (*Antennaria alpina*, *A. fallax*, *A. neodioica*; *Taraxacum*; *Hieracium* § *Archieracium* und § *Pilosella*, je fast vollständig).

Bei allen den erwähnten Arten ist die Mikrosporenentwicklung mehr oder weniger gestört, so daß entweder gar kein oder nur ganz wenig normaler Pollen mehr entsteht. Nur *Thalictrum purpurascens* und *Hieracium aurantiacum* machen hiervon eine Ausnahme, indem sie vollkommen normalen und, wie wenigstens für *Hieracium aurantiacum* durch Bastardirungsversuche ausdrücklich festgestellt worden ist, auch befruchtungsfähigen Pollen hervorbringen. Beide Arten sind aber auch im weiblichen Geschlecht noch nicht gänzlich apomiktisch geworden, da partiell bei ihnen die Makrosporenbildung noch normal vor sich geht. Doch kann zwischen diesem Umstand und dem normalen Verlaufe der Pollenentwicklung kein direkter kausaler Zusammenhang bestehen, da bei dem ebenfalls noch partiell sexuellen *Hieracium excellens* kein guter Pollen mehr entsteht, und andrerseits manche habituell parthenogenetischen Taraxaca normale Mikrosporen auszubilden scheinen.

Daß der Kern der Eizelle die diploide Chromosomenzahl erhält, wird auf zweierlei Weise erreicht: einmal durch Kombination mit Aposporie (so bei den parthenogenetischen Polypodiaceen und einigen

Digitized by Google

Hieracien), und dann dadurch, daß der Gametophyt zwar aus einer Spore hervorgeht, daß aber bei deren Bildung die Reduktionsteilung unterbleibt (so bei den anderen erwähnten somatisch parthenogenetischen Gewächsen). Bei der zweiten Modalität bestehen zwischen den einzelnen Arten nicht unwesentliche Unterschiede hinsichtlich der Anzahl von Teilungen, durch die die Makrosporenmutterzelle zur Makrospore wird. Normalerweise sind es zwei Teilungsschritte, die man unter dem Namen Tetradenteilung zusammenfaßt, und während deren die Reduktion der Chromosomenzahl erfolgt; es entstehen dabei natürlich vier Tochterzellen, die vier Makrosporen, von denen aber bei den höheren Pflanzen gewöhnlich nur eine zur Keimung gelangt und den Gametophyten liefert, während die drei anderen resorbiert werden.

Da also nur noch die Entstehung einer einzigen Makrospore erforderlich ist, wäre die Tetradenteilung an sich überflüssig, und wenn sie trotzdem bei der überwiegenden Mehrzahl der amphimiktischen Phanerogamen beibehalten worden ist (und auch bei den Tieren in der Polkörperbildung), so hängt das wohl damit zusammen, daß eben mit der Tetradenteilung die Reduktion der Chromosomenzahl verknüpft zu sein pflegt.

Da nun bei den somatisch parthenogenetisch gewordenen Pflanzen aber auch diese Reduktion unnötig geworden ist, fällt auch der letzte Grund für die Beibehaltung der Tetradenteilung, und so finden wir denn auch, daß sie ganz oder wenigstens partiell ausgeschaltet wird. Bei *Marsilia*, *Thalictrum* und den *Eualchimillen* finden wir den geringsten Grad der Rückbildung: hier ist die volle Tetradenteilung beibehalten, nur erfolgt sie durch zwei typische Karyokinesen. In anderen Fällen ist eine der beiden Teilungen unterdrückt, so bei *Taraxacum*, manchen *Hieracien*, und in wieder anderen schließlich fallen beide aus, so bei *Antennaria* und *Wikstroemia*.

Man kann darin eine Anpassung an die Parthenogenesis erblicken, was freilich im Grunde nur dann statthaft ist, wenn man die Korrelation zwischen Tetraden- und Reduktionsteilung für sehr enge hält; denn nur dann würde das Überflüssigwerden der letzteren das der ersteren begreiflich machen. Nun sind aber die Korrelationen zwischen den beiden Erscheinungen keineswegs unlösbare, denn wir kennen obligatorisch amphimiktische Pflanzen (*Lilium*, *Lemna*, *Narcissus*, *Costus*, *Sium* u. a.), bei denen — offenbar in Anpassung daran, daß doch nur eine Makrospore zur Keimung gelangt — die Tetradenteilung nicht stattfindet und die Reduktionsteilung auf die ersten Keimungsteilungen der Makrospore verlegt worden ist. Ja sogar bei ein und derselben Species, *Salix glaucophylla*, kann sich nach Chamberlain (1897) die Makrosporenmutterzelle einmal, zweimal oder gar nicht teilen. Es geht also daraus hervor, daß die Tetraden-

Digitized by Google

teilung unterbleiben kann, ohne daß deswegen auch die Reduktion der Chromosomenzahl unterbleiben muß, und daher darf auch nicht umgekehrt ohne weiteres geschlossen werden, daß der Ausfall der letzteren den der ersteren nach sich ziehen müsse.

Makrosporen aber bleiben unseres Erachtens die „Makrosporen" von *Marsilia* und die Embryosäcke der parthenogenetischen Phanerogamen auch dann, wenn sie unter völliger Ausschaltung der Tetradenteilung direkt aus der Makrosporenmutterzelle entstehen, und wir können daher Strasburger (1904, p. 160) nicht zustimmen, wenn er sie nicht mehr als Makrosporen gelten lassen, sondern in ihnen nur Gewebszellen des Elters sehen will. Dann wäre auch der Embryosack von *Lilium* usw. keine Makrospore. Ebensowenig können wir auch der Ansicht von Juel (1900, p. 41; vgl. auch sein Referat über Rosenberg's Hieracium-Arbeit im Botan. Centralbl., Bd. 104, 1907, p. 646) beipflichten, wonach die Entstehung des Embryosackes aus der Embryosackmutterzelle ohne Tetradenteilung als ein mit der Aposporie homologer Vorgang aufgefaßt wird; denn dann müßte auch bei *Lilium* Aposporie vorliegen, was Juel (l. c. 1900) ausdrücklich ablehnt, und überdies ist ja hier die Sporenbildung nicht ausgeschaltet wie bei der Aposporie, sondern sie erfolgt nur auf andere Weise, und der Gametophyt geht auch hier aus der Spore hervor.

B. Generative Parthenogenesis.

Das Wesen der generativen Parthenogenesis besteht darin, daß sich aus einem unbefruchteten Ei, dessen Kern mit der haploiden Chromosomenzahl ausgerüstet ist, ein Sporophyt bildet. Es sind dabei, wie bei der generativen Apogamie, theoretisch zwei Fälle denkbar: 1. kann der ganze Entwicklungscyklus ohne Änderung der Chromosomenzahl, also mit dauernder Beibehaltung der haploiden Phase durchgemacht werden. Der Gametophyt hat dann die für ihn typische, der Sporophyt die für ihn abnorme haploide Chromosomenzahl, und eine Reduktionsteilung bei der Sporenbildung wäre natürlich undenkbar; 2. könnte bei der Entwicklung des haploidchromosomigen Eies zum Sporophyten eine regenerative Verdoppelung der Chromosomenzahl eintreten, so daß sich also der ganze Entwicklungsgang von dem normalen nur dadurch unterschiede, daß die an sich durch die Befruchtung erfolgende Verdoppelung der Chromosomenzahl hier auf eine apomiktische Weise erzielt würde.

Für die letztere Form der generativen Parthenogenesis sind aus dem Pflanzenreiche bisher noch keine Beispiele bekannt geworden, und es erübrigt sich daher für uns eine eingehendere Diskussion darüber. Es sei nur kurz darauf hingewiesen, daß jedenfalls keine

Digitized by Google

theoretischen Gründe dafür vorhanden sind, daß sie überhaupt nicht vorkommen könne; denn es sind aus dem Tierreiche Fälle von generativer Parthenogenesis mit stattfindender Chromosomenverdoppelung bekannt. So fand Kostanecki (1904), daß in den Eiern von *Mactra*, einem Mollusken, die er, obwohl sie nur die haploide Chromosomenzahl besaßen, durch gewisse Mittel künstlich zu parthenogenetischer Entwicklung veranlassen konnte, die bei der ersten Teilung auftretenden Tochterchromosomengruppen sich zu einem nunmehr mit der diploiden Chromosomenzahl ausgerüsteten Kern vereinigen. Es ist das ein Verhalten, das in mancher Hinsicht an die Parthenomixis erinnert (vgl. p. 28).

Die andere Form der generativen Parthenogenesis hat mit der generativen Apogamie das gemeinsam, daß bei ihr der ganze Entwicklungskreislauf mit der haploiden Chromosomenzahl verläuft, wie das ja auch z. B. bei dem generativ apogamen *Nephrodium molle* der Fall ist. Auch hierfür haben wir bemerkenswerte Beispiele aus dem Tierreiche. So ist die bekannte experimentelle Parthenogenesis der Seeigel an dieser Stelle zu nennen, vor allem aber die berühmte Parthenogenesis der Honigbiene. Für deren sich parthenogenetisch entwickelnde Drohneneier hatte Petrunkewitsch (1901) angegeben, daß bei der ersten Furchungsteilung eine regenerative Verdoppelung der Chromosomen einträte; nach den neuesten Untersuchungen von Meves (1907) aber liegen die Dinge hier anders: das Ei entwickelt sich einfach mit der haploiden Chromosomenzahl 16, so daß später bei der Spermatogenese im Drohnenhoden keine Reduktion stattfindet, und die eigentümliche Tatsache vorliegt, daß das Männchen einer Species durchgehends die haploide, das Weibchen in allen Zellen abgesehen von den reifen Eiern die diploide Chromosomenzahl führen.

Von Archegoniaten und Phanerogamen kennen wir bisher noch kein sicheres Beispiel generativer Parthenogenesis, da sich, wie schon erwähnt, die Angabe von Nathansohn (1900), wonach bei manchen Marsilia-Arten solche durch Temperaturerhöhung künstlich induzierbar sein sollte, bei der Nachuntersuchung durch Strasburger nicht bestätigt hat. Für theoretisch unmöglich können wir es aber auch bei Archegoniaten und Phanerogamen nicht halten, daß ein Ei mit der reducierten Chromosomenzahl im Kern sich unbefruchtet zu einem Sporophyten mit haploidchromosomigen Kernen entwickelt, da es eben im Tierreich genug Fälle dafür gibt, und wir überdies wissen, daß bei der generativen Apogamie von *Lastrea pseudomas cristata apospora* und von *Nephrodium molle* aus den haploidchromosomigen Zellen des Prothalliums haploidchromosomige Sporophyten hervorgehen, deren Habitus durchaus normal ist.

So sind es nach dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse nur gewisse Algen (und vielleicht auch einige Pilze), die uns Beispiele

Digitized by Google

für generative Parthenogenesis liefern. Wir haben hier vor allem an die wichtigen Untersuchungen von Klebs (1896) über experimentelle Parthenogenesis bei Konjugaten und anderen Algen anzuknüpfen. Soweit es sich dabei um Vorkommnisse handelt, die cytologisch noch nicht geklärt sind, wenn sie auch experimentell völlig sichergestellt sind, haben wir sie bereits im zweiten Kapitel kurz besprochen, worauf hier nochmals verwiesen sei.

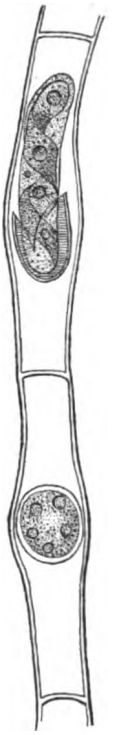


Fig. 13. *Spirogyra mirabilis.* Erklärung im Text. (Nach Klebs 1896, Fig. 7, p. 255.)

Conjugatae. Die Angaben über Parthenogenesis bei Mesotaeniaceen, über die man bei Oltmanns (1904, p. 55) einiges findet, sind noch unsicher. Dafür liegen um so genauere Untersuchungen über die Zygnemaceen vor (Klebs 1896, p. 245), die zwar auch noch der ergänzenden Aufhellung der cytologischen Einzelheiten bedürfen, immerhin aber auch so schon eine verhältnismäßig genaue Beurteilung zulassen.

Es lagen, als Klebs seine Untersuchungen begann, schon eine Reihe von gelegentlichen früheren Beobachtungen darüber vor, daß die Protoplasten kopulierender Zellen mancher Spirogyra-Arten und anderer Zygnemaceen aus irgendwelchen zufälligen Gründen nicht zur Verschmelzung gelangten, sondern für sich zur Ruhe kamen und Azygosporen oder Parthenosporen bildeten. Wenn es sich dabei um an sich normal sexuelle Formen handelte, bei denen die Parthenosporenbildung offenbar nur unter ganz bestimmten Bedingungen eintrat, so waren andererseits auch Arten bekannt, die, vollkommen geschlechtlos geworden, nur noch zygotenähnliche ungeschlechtliche Sporen erzeugen. Beide Fälle sind natürlich scharf voneinander zu unterscheiden.

Was zunächst die völlig apomiktisch gewordenen Zygnemaceen anbelangt, so mag das Verhalten der bekannten *Spirogyra mirabilis* (Hassall) Ktzg. als für sie typisch kurz geschildert sein (nach Klebs 1896, p. 254, wo auch ältere Literaturangaben).

Wenn bei dieser Art die Sporenbildung einsetzt, so schwellen die Zellen der Fäden an, während sich gleichzeitig ihr Protoplast kontrahiert, um sich in eine braun gefärbte Spore umzuwandeln, die vollkommen den Zygoten der anderen Arten entspricht. Auch bei der Keimung verhalten sich die Parthenosporen genau wie die Zygoten. Bemerkenswert ist nun vor allem, daß, wie Klebs feststellte, die Sporenbildung bei *Spirogyra mirabilis* von durchaus den gleichen Bedingungen abhängt, wie die Zygotenbildung durch Kopulation bei den

Digitized by Google

normalgeschlechtlichen Arten. Freilich läßt sich daraus allein nicht etwa der sichere Schluß ziehen, daß in der Tat eine apomiktisch gewordene Art vorliegt. Oltmanns (1904, p. 71) möchte das annehmen, während Klebs dazu neigt, in *Spirogyra mirabilis* den einfachsten Typus einer noch nicht geschlechtlichen Art zu sehen, von der erst die konjugierenden Species abstammen. In diesem Falle würde es sich natürlich nicht um Apomixis handeln. Wenn solche aber vorliegt, was sich freilich schwer wird entscheiden lassen, müßten wir in *Spirogyra mirabilis* eine habituell parthenogenetisch gewordene Art erblicken. Ebenso natürlich auch in anderen sich wie *Spirogyra mirabilis* verhaltenden Zygnemaceen, wie *Zygnema spontaneum*, *Zygnema reticulatum* Hallas und *Gonatonema* Wittrock.

Sicherer beurteilen läßt sich die fakultative Parthenogenesis der normal sexuellen Arten, wie sie nach Beobachtungen von Rosenvinge (1883) am natürlichen Standorte bei *Spirogyra groenlandica* vorkommt, bei der sich in den Fäden bald Zygoten, bald Parthenosporen fanden, und wie sie Klebs (1896, p. 246 ff.) durch künstliche Eingriffe bei *Spirogyra inflata*, *longata* und *varians* hervorrufen konnte.

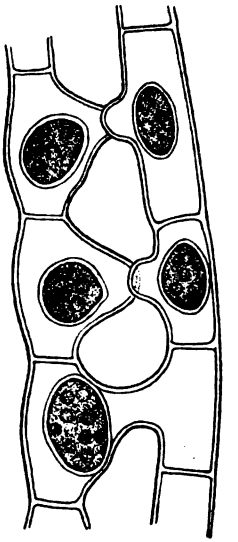


Fig. 14. *Spirogyra varians*. Parthenosporenbildung. Die Alge war nach Beginn der Kopulation in 1 proz Nährlösung übertragen worden. Unten eine Zygote in der Mitte und oben je zwei Parthenosporen. (Nach Klebs 1896, Fig. 5, p. 249.)

Es gelang Klebs, bei den drei erwähnten Arten dadurch künstlich Parthenogenesis herbeizuführen, daß er die Protoplasten der Gameten im richtigen Moment durch schwach wasserentziehende, dabei nicht schädliche Substanzen an ihrer Vereinigung hinderte. Es entstanden so mit derber Membran umgebene Parthenosporen, die im Bau und in der Keimfähigkeit vollkommen den Zygoten entsprachen und sich von diesen nur durch geringere Größe unterschieden, auch wohl durch etwas geringere Widerstandsfähigkeit und späteren Eintritt der Keimung. Bei *Spirogyra longata* und *varians* besteht zwischen den männlichen und den weiblichen Gameten nicht der geringste Unterschied hinsichtlich der Fähigkeit, Parthenosporen zu bilden, bei *Spirogyra inflata* dagegen scheinen die weiblichen Zellen besser dazu imstande zu sein als die männlichen.

Dabei ist nun sehr beachtenswert, daß nicht jede beliebige vegetative Zelle, sondern nur eine solche, die in der Vorbereitung für die Konjugation begriffen ist, zur Parthenogenesis genötigt werden

Digitized by Google

kann, und zwar ist der richtige Moment dann herangekommen, wenn die bereits durch Fortsätze vereinigten Zellen beginnen, ihren Turgor herabzusetzen und sich zu kontrahieren, meist ehe noch die trennende Wand aufgelöst wird. In früheren Stadien werden sie einfach wieder vegetativ. Dadurch wird der ganze Vorgang als echte Parthenogenesis gekennzeichnet, denn die Zellen, die in Entwicklung treten, ohne miteinander zu verschmelzen, sind keine gewöhnlichen vegetativen Zellen, sondern echte Keimzellen.

Die cytologischen Verhältnisse, deren vergleichendes Studium besonders für die Keimung der Zygoten und Parthenosporen sehr wichtig wäre, sind hier noch nicht bekannt. Man wird als sicher annehmen dürfen, daß bei der Keimung der Zygoten, die übrigens immer nur einen Keimling ergibt, eine Reduktion der Chromosomenzahl stattfindet. Auch die neueste Arbeit hierüber von Tröndle (1907; vgl. dort die ältere Literatur) gibt darüber noch keinen endgültigen Aufschluß. Da aber der Spirogyra-Faden haploid ist, und in der Zygote nachgewiesenermaßen eine regelrechte Kernverschmelzung stattfindet, ist die Annahme unvermeidlich, daß die ersten Keimungsteilungen die Reduktion durchführen. Bei der Keimung der Parthenosporen wird man entsprechend annehmen können, daß einfach die Reduktion unterbleibt und die ersten Teilungen typisch verlaufen, wie das ja gar nicht anders sein kann, da nur haploidchromosomige Kerne vorhanden sind.

Wahrscheinlich ist die Befähigung zu solcher fakultativer generativer Parthenogenesis innerhalb der Familie der Zygnemaceen weiter verbreitet. Untersuchungen darüber wären erwünscht.

Auch bei verschiedenen Desmidiaceen konnte Klebs (1896, p. 256 ff.) künstliche Parthenogenese herbeiführen. Er berichtet darüber (l. c., p. 260): „Ich bemerkte sie [Parthenosporen] zuerst bei *Cosmarium Botrytis* in 5 proz. Rohrzuckerlösung. Der Beginn der Kopulation verlief ganz normal, die beiden Zellen, durch Gallerte vereinigt, öffneten ihre Zellwand, die Protoplasten traten heraus, kamen aber, ohne Verschmelzung zu zeigen, jeder für sich zur Ruhe und bildeten sich zu Sporen um, an denen auch die charakteristische Stachelbekleidung hervortrat. Sie glichen in allem den Zygoten, nur daß sie kleiner waren. Als ich kopulationsfähiges Material von *Closterium Lunula* zur Verfügung hatte, wandte ich ebenfalls eine 4 proz. Rohrzuckerlösung an. Es bildeten sich überhaupt ausschließlich Parthenosporen aus. Diese blieben aber innerhalb der alten Zellmembran stecken, obwohl diese an der gewöhnlichen Stelle gesprengt und an der Öffnung mit Gallertesubstanz versehen war. Ich bemerkte indessen auch Zellen, wo die Membran noch unzerrissen war und die Parthenospore noch ganz umschloß, die sich zu einer zygotenähnlichen, reifen Spore ausgebildet hatte. Wir haben dem-

Digitized by Google

gemäß bei den Desmidiaceen die gleiche Erscheinung wie bei *Spirogyra*. Zwei Zellen, die sich zur Kopulation anschicken, erzeugen bei Anwendung schwach wasserentziehender Mittel je eine Parthenospore."

Über die Keimung der Parthenosporen ist noch nichts bekannt, ebensowenig etwas über die Kernverhältnisse. Doch wird man, da bei der Keimung der Zygoten zweifellos eine Reduktionsteilung stattfindet und die vegetativen Desmidiaceenzellen haploid sind, die Parthenogenesis von *Cosmarium* und *Closterium* als generative ansehen müssen.

Dictyotaceae. Wenigstens Ansätze zu einer parthenogenetischen Entwicklung der Eier sind auch bei den Dictyotaceen beobachtet worden. Williams (1905, p. 553) fand, daß unbefruchtete Eier von *Dictyota* und von *Haliseris* „segmented a few times parthenogenetically and then died". Es war das übrigens auch Thuret und Bornet schon bekannt.

Hier besteht also zwischen den befruchteten und den unbefruchteten Eiern der sehr wesentliche Unterschied, daß sich nur aus den ersteren lebensfähige Keimlinge entwickeln können, während das Wachstum der unbefruchteten Eier, soweit die Beobachtungen reichen, schon nach einigen wenigen Teilungen zum Stillstand kommt. Doch möchte ich es für wahrscheinlich halten, daß es gelingen dürfte, sie unter gewissen Bedingungen doch zur Weiterentwicklung zu veranlassen. Da ihre Kerne die reducierte Chromosomenzahl besitzen, handelt es sich um Ansätze zu generativer Parthenogenesis.

In allen diesen Fällen von generativer Parthenogenesis bei Algen könnte man freilich sagen, sie sei nicht unmittelbar mit einer eventuell bei Phanerogamen vorhandenen generativen Parthenogenesis vergleichbar, weil bei diesen der diploidchromosomige Sporophyt die dominierende Generation sei, die dann haploidchromosomig auftreten müsse, während bei *Spirogyra*, *Cosmarium* usw. der Thallus von vornherein haploid ist. In diesem Sinne haben sich auch z. B. Davis (1905, p. 562) und Strasburger (1906, p. 2) geäußert. Beide sind der Ansicht, die Leichtigkeit, mit der sich bei Chlorophyceen und bei Phaeophyceen Parthenogenesis einstelle, hänge damit zusammen, daß bei ihnen nur noch die haploide Generation vorhanden sei, und die Gameten die für diese nötige Chromosomenzahl besäßen. Sie brauchen demnach nur zum Thallus auszuwachsen.

Wir können diese Auffassung nicht teilen und werden das in dem Kapitel, das die Beziehungen zwischen Parthenogenesis, Apogamie und Generationswechsel behandelt, ausführlich zu begründen versuchen. Hier sei nur kurz darauf hingewiesen, daß ja die Eizelle tatsächlich gar nicht direkt zum Thallus auswächst, sondern zur Parthenospore wird, also zunächst in das Zygotenstadium übergeht, und das stellt eben bei den erwähnten Algen die Sporophytengeneration vor.

Digitized by Google

C. Die Merogonie.

Im unmittelbaren Anschluß an die generative Parthenogenesis ist nun noch die Erscheinung der Merogonie zu besprechen. Der Ausdruck Merogonie wurde von Delage (1899) für die erfolgreiche Befruchtung eines kernlosen Eibruchstückes durch ein Spermatozoon eingeführt. Es handelt sich dabei natürlich stets um künstlich kernlos gemachte Eifragmente, die durch das Eindringen einer männlichen Keimzelle einen neuen haploiden Kern erhalten.

Sie wurde zuerst von O. und R. Hertwig (1887) und Boveri (1889) bei Tieren, und zwar bei Echinodermeneiern festgestellt, ist aber, wie spätere Untersuchungen besonders von Delage zeigten, auch noch bei anderen Tierarten, so Anneliden und Mollusken, möglich.

Für Pflanzen ist sie bisher nur bei der Fucacee *Cystosira barbata* gefunden worden (Winkler 1901, p. 753); es unterliegt aber wohl keinem Zweifel, daß sie sich auch noch bei anderen Pflanzen mit freischwimmenden Eiern wird feststellen lassen. Bei *Cystosira* wurde nach einer im Original einzusehenden Methode das Ei im Moment des Ausschlüpfens aus dem Oogonium in einen kernlosen und einen kernhaltigen Teil zerlegt und sofort nach Beendigung dieser Manipulation frisches spermatozoenhaltiges Wasser zugesetzt. In mehreren Versuchen gelang es, aus den beiden Eiteilen, nachdem in jeden je ein Spermatozoon eingedrungen war, Keimlinge zu züchten, die sich so weit entwickelten, als sich unter den betreffenden Versuchsbedingungen auch aus normal befruchteten Eiern hervorgegangene Keimlinge heranziehen ließen. Allerdings wuchs der aus dem kompletten befruchteten Ei entstandene Keimling etwas rascher als der aus dem besamten Eibruchstück hervorgegangene. Trotzdem darf man wohl annehmen, daß es unter geeigneten Kulturbedingungen gelingen wird, auch aus solchen Keimlingen erwachsene Pflanzen zu erziehen.

Die Kernverhältnisse sind cytologisch noch zu untersuchen. Da das Eibruchstück kernlos war und der Kern des Spermatozoons die haploide Chromosomenzahl besitzt, wird man vermuten dürfen, daß — sofern nicht etwa eine regenerative Verdoppelung der Chromosomenzahl eintreten sollte — auch die Kerne des Sporophytenembryos haploidchromosomig sein werden. Es läge dann eine völlige Analogie zur generativen Parthenogenesis vor, mit dem Unterschiede, daß die Kerne hier nicht vom mütterlichen, sondern vom väterlichen Keimzellkern abstammen, und der entwicklungserregende Reiz hier derselbe wie bei der normalen Befruchtung ist, während er bei der Parthenogenesis in irgend einem anderen Faktor zu suchen ist. Es sei noch bemerkt, daß sich spontane Parthenogenesis bei der erwähnten *Cystosira* nicht beobachten läßt, und daß es bisher auch noch nicht gelungen ist, sie experimentell zu künstlicher Parthenogenesis zu veranlassen.

Digitized by Google

Giard (1901) hat darauf hingewiesen, daß bereits Rostafinski (1877) Versuche über die Frage angestellt hat, ob man das Ei von *Fucus vesiculosus* teilen und die Teile einzeln befruchten kann. Es gelang ihm das auch, und er konstatierte dabei, daß sich nach dem Zusatz von Spermatozoen um alle, auch die kleinsten Fragmente, Membranen ausbilden, daß sich aber nur diejenigen zu Keimlingen weiterbilden, „qui contiennent les substances constitutives des trois couches de l'oeuf" (nach der Übersetzung von Giard). Wenn Giard hieraus den Schluß glaubt ziehen zu müssen, daß Rostafinski als erster die Möglichkeit der Merogonie erwiesen habe, so scheint das angesichts des von Rostafinski selbst Berichteten nicht zulässig zu sein. Durch Rostafinski's Versuche ist nur der an sich sehr wichtige Nachweis erbracht, daß man von einem Ei Teile absprengen kann, ohne ihm die Möglichkeit zu nehmen, befruchtet zu werden und sich zu einem kompletten Keimling zu entwickeln. Ob aber auch kernlose Bruchstücke dazu imstande sind, geht aus seinen Angaben nicht hervor; eher könnte man aus der Bemerkung, es würden nur die Fragmente befruchtet, die „die Bestandteile aller drei Schichten des Eies" enthielten, auf das Gegenteil schließen. Genauer vermag ich das nicht zu entscheiden, da die Arbeit von Rostafinski polnisch ohne deutsches Résumé erschienen, in keiner botanischen Zeitschrift referiert und mir nur durch die kurze Inhaltsangabe bekannt geworden ist, die Giard 1901 von ihr nach der Veröffentlichung meiner Merogonieversuche gegeben hat. Dieser Umstand entschuldigt zur Genüge, daß mir und übrigens allen anderen Merogonieforschern die Versuche Rostafinski's bis zu der erwähnten Veröffentlichung von Giard völlig unbekannt geblieben waren.

Fünftes Kapitel.

Die Parthenokarpie.

Mehr anhangsweise wollen wir auf eine Erscheinung etwas näher eingehen, die an sich manches Gemeinsame mit der Parthenogenesis und Apogamie hat, und deren nähere Erforschung insofern nicht ohne Wichtigkeit für die Parthenogenesisforschung ist, als damit eine sehr gefährliche Fehlerquelle für Untersuchungen über das Vorhandensein oder Fehlen von Parthenogenesis oder Apogamie wegfällt. Es ist die Erscheinung der Parthenokarpie.

Digitized by Google

Der Terminus Parthenokarpie wurde von Noll (1902, p. 11) für die Befähigung mancher Pflanzen eingeführt, auch unter Ausschluß der Befruchtung äußerlich normal gestaltete, aber mit tauben oder gar keinen Samen versehenen Früchte auszubilden. Entdeckt wurde dieses Verhalten schon vom älteren Gärtner (1788, p. LXII), der es als fructificatio spuria bezeichnete, und zum ersten Male kritisch untersucht vom jüngeren Gärtner (1844, p. 558ff.), der es Fruchtungsvermögen nannte. Bei ihm und in der späteren Literatur verstreut finden sich zahlreiche Angaben über die mehr oder weniger stark vorhandene Befähigung gewisser Pflanzen der verschiedensten Familien zur Parthenokarpie, und es wäre ein an sich und auch für die Parthenogenesis-Forschung sehr dankenswertes Unternehmen, alle diese Angaben zusammenzustellen und kritisch und experimentell auf ihre Zuverlässigkeit zu prüfen.

Mit Recht betont Noll (l. c.), es käme streng genommen als Parthenokarpie im eigentlichen Sinne „nur die Fruchtbildung unter Ausschluß jeglicher Bestäubung (und nicht etwa nur unter Ausschluß der Befruchtung) in Betracht; mit anderen Worten bleibt dabei die Keuschheit des Gynäceums maßgebend und nicht die aus irgendwelchen Gründen ausbleibende Mutterschaft trotz erfolgter Bestäubung". Doch dürfte es sich unseres Erachtens empfehlen, den Begriff weiter zu fassen und Parthenokarpie allgemein zu definieren als die Erzeugung von Früchten mit gar keinen oder mit tauben Samen. Es wäre dann etwa zu unterscheiden zwischen stimulativer Parthenokarpie, bei der die taube Frucht nur nach Bestäubung mit eigenem oder fremdem Pollen, infolge eines Insektenstiches oder sonst einer Reizwirkung entsteht, und vegetativer Parthenokarpie, bei der die taube Frucht ohne alle Bestäubung oder sonstige äußere Reizung gebildet wird.

Die bisher vorliegenden Tatsachen lassen es wahrscheinlich erscheinen, daß vegetative Parthenokarpie verhältnismäßig seltener ist als stimulative. Noll beschreibt in seiner citierten Mitteilung einen Fall vegetativer Parthenokarpie bei der Gurke und erwähnt als andere schon bekannte Fälle solcher rein vegetativen Fruchtentwicklung noch die Feige und die kernlose Mispel. Doch liegen über die Befähigung zu vegetativ parthenokarper Fruchtbildung auch noch anderer Pflanzen schon von Gärtner (1844, p. 560 u. a. a. O.) Angaben vor, an deren Zuverlässigkeit nicht zu zweifeln ist. Später sind dann auch noch von anderer Seite, so von Solacolu (1905), weitere Beispiele beigebracht worden, und neuerdings hat Ewert (1906 und 1907) es bewiesen, daß auch an Obstbäumen kernlose Früchte ohne Einwirkung des Pollens entstehen können.

Die Beziehungen zwischen Parthenokarpie, und zwar vegetativer Parthenokarpie, und Parthenogenesis der höheren Pflanzen sind in-

Digitized by Google

sofern sehr enge, als ja die Parthenogenesis in allen bisher bekannten Fällen mit Parthenokarpie verknüpft ist; denn es entwickeln sich ja dabei ohne alle Bestäubung nicht nur Embryonen und Samen, sondern auch Früchte. Schon Noll (l. c., p. 12) weist darauf hin und bemerkt, daß hier eine Parthenokarpie vorliege, „die entweder von der Embryo- bzw. der Samenentwicklung stimuliert wird (embryogene Parthenokarpie), oder aber auch selbständig neben dieser einhergehen könnte und dann einzureihen wäre in die Erscheinungen der autonomen, sterilen Parthenokarpie, wie sie bei der Gurke vorliegt".

Die Frage, ob bei parthenogenetischen Pflanzen sich die Parthenogenesis mit embryogener oder mit autonomer vegetativer Parthenokarpie kombiniert, ob also die Frucht sich infolge korrelativer Wechselbeziehungen zu den Samen oder von diesen unabhängig ausbildet, wird zugunsten der embryogenen Parthenokarpie dann bejahend beantwortet werden müssen, wenn sich niemals neben den samenhaltigen Früchten auch normal gestaltete, aber samenfreie Früchte finden. Kommen dagegen bei einer parthenogenetischen Pflanze taube Früchte neben fertilen vor, so wird man annehmen müssen, daß auch die samenführenden Früchte sich autonom parthenokarp entwickelt haben, ohne daß notwendig von den wachsenden Samen aus Reizwirkungen ausgehen müßten.

Daß andererseits überhaupt solche korrelative Wechselwirkungen zwischen der Entwicklung von Samen und der Ausbildung der Frucht bestehen, zum Teil sehr inniger Art, ist nicht zu bezweifeln. Es geht schon daraus hervor, daß eben zahlreiche Pflanzen bei ausbleibender Samenentwicklung nicht zur Parthenokarpie befähigt sind, ist überdies z. B. durch Massart (1902) u. a. experimentell sichergestellt. Doch sind wenigstens in vielen Fällen diese korrelativen Wechselbeziehungen nicht so intimer Art, daß sie nicht gelöst werden könnten, derart, daß die eine der beiden korrelativ miteinander verketteten Erscheinungen ohne die andere auftreten könnte. Das zeigt eben das Bestehen der vegetativen und besonders deutlich das der stimulativen Parthenokarpie, bei der es eines besonderen Reizes zur Auslösung der Fruchtentwicklung bedarf, bei der dann aber die Fruchtentwicklung selbst trotz der zwischen ihr und der Samenentwicklung bestehenden korrelativen Wechselwirkungen nicht genügt, nun auch die Samen- und Embryobildung, also Parthenogenesis auszulösen. Darüber, ob auch umgekehrt normale Samenentwicklung ohne Fruchtbildung möglich ist, scheint nichts bekannt zu sein; theoretisch ist es natürlich sehr wohl denkbar, und wenn ich nicht irre, kommt es z. B. beim Wein gelegentlich vor, daß die Beere nicht zur Ausbildung kommt, obwohl sich gesunde Samen entwickeln, so daß diese dann anstatt von der Beere nur von einer dünnen Fruchthaut umhüllt werden.

Digitized by Google

Für die Frage nach der Ursache der Parthenogenesis ergibt sich aus alledem jedenfalls, daß als auslösendes Moment für diese nicht etwa eine Parthenokarpie in Betracht kommen kann, die autonom oder durch irgend einen Reiz induciert ist und nun ihrerseits infolge der innigen korrelativen Wechselbeziehungen, die zwischen Frucht- und Samenentwicklung bestehen, die parthenogenetische Embryobildung zur Folge hätte. Da solche Wechselbeziehungen nachgewiesenermaßen existieren, bedarf das der ausdrücklichen Feststellung.

Noch in einer anderen Hinsicht ist, wie schon kurz angedeutet wurde, daß Bestehen der Parthenokarpie wichtig für die Parthenogenesis-Forschung: es ist eine der wichtigsten Fehlerquellen bei unkritischer Untersuchung. Besonders zahlreiche ältere Angaben über das angebliche Vorkommen von Parthenogenesis bei dieser oder jener Pflanze erklären sich als Verwechslung mit Parthenokarpie, die ja unter Umständen so weit gehen kann, daß sich nicht nur die Frucht, sondern auch die Samenhüllen völlig normal ausbilden; nur fehlt eben der Embryo, und dessen Vorhandensein muß also immer ausdrücklich konstatiert sein, ehe eine Angabe über Parthenogenesis Glauben verdient.

Dabei ist übrigens auch, worauf besonders Ewert (1907, p. 8ff.) aufmerksam gemacht hat, zu beachten, daß Parthenokarpie unter Umständen nur dann eintritt, wenn sämtliche Blüten des Individuums unbestäubt bleiben, da sonst die befruchteten Blüten den unbefruchtet gebliebenen gegenüber so stark in der Entwicklung bevorzugt sind, daß die letzteren selbst bei vorhandener Befähigung zu vegetativer Parthenokarpie zurückbleiben und schließlich unreif abfallen. Auch bei Untersuchung über die Befähigung einer Pflanze zu Parthenogenesis oder Apogamie ist dieser Umstand zu berücksichtigen (vgl. Winkler 1905, p. 215 und 256).

Natürlich wäre bei cytologischer Untersuchung parthenokarper Früchte besonders auf das Verhalten der im Embryosack befindlichen Elemente zu achten.

Sechstes Kapitel.

Das Wesen der Apogamie und Parthenogenesis.

Wir haben schon mehrfach darauf hingewiesen, daß die von uns gegebenen Definitionen der Begriffe Apogamie und Parthenogenesis nicht von allen Forschern anerkannt werden. In diesem Kapitel

Digitized by Google

sollen sie daher eingehender begründet und über die abweichenden Ansichten referiert werden.

Daß darüber, daß Apogamie als die apomiktische Entstehung eines Sporophyten aus vegetativen Zellen des Gametophyten anzusehen ist, im allgemeinen Übereinstimmung herrscht und nur Strasburger (1904, p. 58) eine abweichende Ansicht ausgesprochen hat, wurde bereits erwähnt (vgl. p. 9), und wir können hier auf das früher Gesagte verweisen.

Auch hinsichtlich der Parthenogenesis herrscht insofern Einigkeit, als man allgemein in ihr die Entwicklung eines unbefruchteten Eies zum Sporophyten erblickt. Meinungsdifferenzen bestehen aber darüber, was als ein Ei, resp. als Keimzelle überhaupt anzusehen ist. Nach Juel (1900, p. 40, 45; 1904, p. 2), Murbeck (1901, p. 36), Guérin (1904, p. 81) und Strasburger (1904, p. 58 f.; 1907, p. 164 ff.) ist ein Ei, dessen Kern mit der diploiden anstatt mit der haploiden Chromosomenzahl ausgerüstet ist, gar kein echtes Ei, sondern nur eine eiähnlich gestaltete Körperzelle des Sporophyten. Was wir also somatische Parthenogenesis genannt haben, das ist nach dieser Auffassung keine Parthenogenesis, da kein Ei, sondern eine vegetative Zelle als Ausgangspunkt der Sporophytenbildung dient, es ist aber auch nicht Apogamie, da der Embryo nicht aus einer Gametophyten-, sondern aus einer Sporophytenzelle hervorgeht, sondern es ist ein einfacher vegetativer Propagationsvorgang, der prinzipiell etwa der Entstehung eines neuen Vegetationspunktes aus einer Blattzelle von *Begonia* durchaus homolog ist und mit Parthenogenesis nichts zu tun hat. Parthenogenesis wäre dann nur das, was wir als generative Parthenogenesis bezeichnet haben.

Wie ersichtlich ist, ist in diesem Zusammenhange die Frage nach dem Wesen der Parthenogenesis identisch mit der Frage nach dem Wesen der Keimzelle und sie spitzt sich dahin zu: ist eine mit einem diploidchromosomigen Kern versehene, sonst aber völlig typisch gestaltete Keimzelle in der Tat als Keimzelle anzusehen oder nicht? Ist also z. B. das Spermatozoon des somatisch apogamen *Athyrium Filix-foemina clarissima*, das vollkommen typisch geformt ist, lebhaft umherschwimmt und auch chemotaktisch normal empfindlich ist, das aber einen Kern mit der unreducierten Chromosomenzahl besitzt, ein Spermatozoon oder nicht? (Denn es ist selbstverständlich, daß die Auffassung der erwähnten Forscher, wenn sie überhaupt gilt, für die männliche Keimzelle ebenso gelten muß wie für die weibliche). In einem solchen Spermatozoon nur eine spermatozoenähnlich gestaltete vegetative Zelle zu sehen, hat gewiß von vornherein wenig Überzeugendes; doch müssen wir uns natürlich zur Abweisung der Ansicht nach objektiven Gründen umsehen.

Digitized by Google

Wir werden also zu untersuchen haben, ob eine äußerlich als solche kenntliche Keimzelle mit diploidchromosomigem Kern als Keimzelle anzusehen ist oder nicht. Erweist sich das Erstere als richtig, dann bestehen die von uns eingehaltenen Begriffsumgrenzungen zu recht; trifft aber das letztere zu, so wird weiter zu entscheiden sein, ob die Entstehung eines Sporophyten aus der eiähnlich gestalteten Zelle als Apogamie oder als Propagation aufzufassen ist. Ersteres wird der Fall sein, wenn man in dem diploidchromosomigen Gametophyten tatsächlich einen Gametophyten erblickt. Letzteres, wenn man wie Strasburger den Generationswechsel für völlig ausgeschaltet hält. Diese letztere Frage wird in dem Kapitel zu behandeln sein, das von den Beziehungen zwischen Generationswechsel und Apomixis handelt (Kapitel 7).

Wir untersuchen zuerst die Frage, welche Umstände dafür sprechen, daß das Ei, auch wenn es einen Kern mit der diploiden Chromosomenzahl besitzt wie die Zellen des Sporophyten, doch einer solchen nicht gleichwertig ist.

Und zweitens die Frage, welche Umstände dafür sprechen, daß auch dem Ei mit diploidchromosomigem Kern Keimzellcharakter zukommt. Der Kürze halber soll das Ei, dessen Kern mit der diploiden Chromosomenzahl ausgerüstet ist, künftig einfach das diploide Ei im Gegensatz zum haploiden genannt werden. Es sei noch im voraus bemerkt, daß natürlich alles das, was wir in der Hauptsache für das diploide Ei ausführen, mutatis mutandis auch für das diploide Spermatozoon gilt.

1. Ist das diploide Ei einer somatischen Sporophytenzelle gleichwertig?

Was die Keimzellen wenigstens bei den höheren Pflanzen auf den ersten Blick von allen anderen Zellen verschieden erscheinen läßt, ist ihre typische Gestalt als Ei und Spermatozoon, die nur ihnen zukommt. Doch läßt sich daraus natürlich kein Schluß auf eine essentielle Verschiedenheit zwischen Keim- und Körperzellen ziehen, da ja die letzteren unter sich auch zahlreiche und sehr weitgehende Verschiedenheiten in ihrer Gestaltung aufweisen, ohne dadurch ihres gemeinsamen Charakters als Körperzellen entkleidet zu werden. Wenn daher die diploiden Eier und Spermatozoen äußerlich durchaus die typische Ei- und Spermatozoen-Gestalt beibehalten, so wollen wir auf diese Tatsache, wenn sie auch verdient, ausdrücklich betont zu werden, nicht allzuviel Gewicht legen, da die diploiden Keimzellen doch auch bei typischer Keimzellgestaltung Körperzellcharakter haben könnten. Wenn es sich daher nur um die Frage handelt, ob die

Digitized by Google

diploiden Keim- und Körperzellen einander gleichwertig sind oder nicht, so können wir für ihre Beantwortung der Tatsache ihrer verschiedenen Gestaltung keine entscheidenden Argumente entnehmen; wohl aber können wir das, wie später zu erörtern sein wird, mit mehr Sicherheit für die Beantwortung der Frage, ob den diploiden Keimzellen echte Keimzellnatur zukommt.

Es sind, soviel ich sehe, vor allem zwei Tatsachen, die, abgesehen von theoretischen Überlegungen, zu der Annahme führen, daß diploide Keimzellen und somatische Körperzellen trotz der gleichen Chromosomenzahl, die ihre Kerne führen, doch wesentlich verschieden, also einander nicht gleichwertig sind.

Die erste Tatsache ist der Umstand, daß die auf parthenogenetischem Wege entstandenen Nachkommen diöcischer Gewächse männlichen Geschlechts sein können. Bereits Regel (1859, p. 43) hat kurz darauf hingewiesen, daß, falls die Parthenogenesis einfach eine ungeschlechtliche Fortpflanzungsart sei, weibliche Pflanzen auf parthenogenetischem Wege auch nur weibliche Abkömmlinge producieren könnten. Denn wir wissen, daß — von sehr seltenen Ausnahmen abgesehen, die wir hier ruhig unbeachtet lassen können — asexuell, aus vegetativen Zellen propagativ erwachsene Nachkommen einer Pflanze stets die Eigenschaften des Mutterindividuums und vor allem auch — bei diöcischen Gewächsen — dessen Geschlecht beibehalten. So liefert denn auch die *Caelebogyne ilicifolia*, deren Adventivembryonen ja aus somatischen Sporophytenzellen hervorgehen, ausschließlich weibliche Nachkommen. Und auch Murbeck (1901, p. 36) erklärt „die merkwürdige Konstanz der Alchimillen" damit, „dass die Embryobildung ein rein vegetativer Vorgang ist; der Same mit der daraus aufgewachsenen Pflanze ist, wie die Brutknospen und der Steckling ganz einfach ein selbständig gewordener Teil der Mutterpflanze, und eben weil keine Befruchtung stattgefunden hat, ist der Abkömmling nur im Besitz solcher Eigenschaften, die das Mutterindividuum selbst kennzeichnen".

Wenn also das diploide Ei in der Tat einer beliebigen Körperzelle gleichwertig wäre, dann dürfte aus ihm bei diöcischen Pflanzen mit somatischer Parthenogenesis stets nur weibliche Nachkommenschaft hervorgehen. Nun sind von den somatisch parthenogenetischen Pflanzen diöcisch *Antennaria*, *Thalictrum* und *Bryonia*, von welch letzterer allerdings die Parthenogenesis noch nicht mit absoluter Sicherheit feststeht.

Bei *Antennaria alpina* sind männliche Individuen nach Kerner (1876) und Juel (1900) zwar selten, kommen aber doch vor. Bei allen von Juel untersuchten männlichen Blüten war entweder gar kein Pollen in den Antheren vorhanden, oder aber er war nicht normal entwickelt. Das scheint darauf hinzudeuten, daß sie partheno-

Digitized by Google

genetischen Ursprungs sind. Doch ist, worauf schon früher hingewiesen wurde (Winkler 1906, p. 249), noch eine andere Möglichkeit vorhanden: es könnte nämlich bei *Antennaria alpina* neben der parthenogenetisch gewordenen noch eine sexuell gebliebene, aber in raschem Verschwinden begriffene Rasse geben, deren Abkömmlinge männliche und weibliche Stöcke in vielleicht etwas zugunsten der letzteren verschobenem Prozentsatz lieferten. Dagegen spricht nun freilich, daß man bisher männliche Individuen mit zur Befruchtung tauglichem Pollen überhaupt noch nicht gefunden hat, und auch noch kein befruchtungsbedürftiger weiblicher Stock bekannt geworden ist. Wenn daher die männlichen Exemplare nicht Knospenvariationen weiblicher Stöcke darstellen, was bei ihrer verhältnismäßig großen Seltenheit immerhin nicht ganz ausgeschlossen ist, bleibt es das Wahrscheinlichste, auch sie als aus unbefruchteten Eiern entstanden anzusehen. Doch soll bei der Seltenheit der Fälle darauf zur Entscheidung unserer Frage kein allzugroßes Gewicht gelegt werden.

Als sichergestellt muß es bei *Thalictrum Fendleri* gelten, daß die parthenogenetisch erzeugten Keime zum Teil männliche Individuen ergeben, da Day (1896, p. 241) ausdrücklich angibt: „The seeds were planted and yielded abundantly staminate and pistillate Flowers". Ob dasselbe für *Thalictrum purpurascens* gilt, ist nicht sicher, da Overton (1902 und 1904) keine Angaben über das Geschlecht der Pflanzen macht, die er aus parthenogenetisch erzeugtem Samen dieser Art erhielt. Daß hier männliche Blüten häufig sind, unterliegt zwar keinem Zweifel; doch kann man nicht behaupten, sie seien wenigstens zum Teil an parthenogenetisch entstandenen Pflanzen aufgetreten, da ja, wie früher berichtet wurde, bei *Thalictrum purpurascens* neben Parthenogenesis auch normale Amphimixis vorkommt, so daß man annehmen könnte, daß die männlichen Abkömmlinge immer nur aus den befruchteten Eiern hervorgingen. Kulturversuche können das leicht entscheiden. Einstweilen werden wir nach Analogie des *Thalictrum Fendleri* aber auch für *Thalictrum purpurascens* vermuten können, daß auch aus parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern männliche Stöcke hervorgehen können.

Bei *Bryonia* endlich sind nach Bitter (1904) alle parthenogenetisch entstandenen Stöcke männlich. Doch reichen die Erfahrungen bei dieser Pflanze noch nicht sehr weit, überdies ist noch unbekannt, ob es sich hier um somatische oder um generative Parthenogenesis oder gar um Apogamie handelt.

Bei Tieren, die zur Parthenogenesis befähigt sind, liegen, wie vergleichsweise angeführt sei, die Dinge so, daß aus den unbefruchteten Eiern je nach der Species entweder nur Weibchen (Thelytokie) oder nur Männchen (Arrhenotokie) oder aber gemischte Brut (Amphoterotokie) hervorgehen. Man vgl. dazu die zusammenfassenden Dar-

Digitized by Google

stellungen von Taschenberg (1892), Phillips (1903) und Hewat (1906).

Zusammenfassend können wir also sagen, daß es, selbst nach Ausschaltung der zweifelhaften Fälle, für einige parthenogenetische Pflanzen als erwiesen gelten muß, daß aus der Eizelle ein männliches Individuum hervorgehen kann. Wäre nun die diploide Eizelle einer beliebigen Körperzelle gleichwertig, so könnte das nicht der Fall sein, da dann das Tochterindividuum dasselbe Geschlecht wie die Mutterpflanze haben müßte, und wir kommen somit zu dem Schlusse, daß diploide Eizelle und somatische Sporophytenzelle nicht gleichwertig sind.

Diese ganze Argumentation besteht auch dann noch zu recht, wenn wir die Erwägungen von Correns (1907, p. 12ff.) über die Beziehungen zwischen Parthenogenesis und Geschlechtsbestimmung berücksichtigen. Correns hat es in sehr scharfsinniger Beweisführung wahrscheinlich gemacht, daß, zum mindesten bei *Bryonia dioica*, die weiblichen Keimzellen alle die Tendenz haben, wieder weibliche Nachkommen zu liefern, die männlichen dagegen nur zur Hälfte die, zu Männchen zu werden, zur Hälfte die, Weibchen zu geben. Künstlich zu parthenogenetischer Entwicklung gebracht, müßten die Eier also ausschließlich Weibchen ergeben. Die Tatsache, daß nun aber bei der habituellen Parthenogenesis aus den unbefruchteten Eiern auch Männchen hervorgehen können, erklärt er sich (l. c., p. 13) damit, daß erstens einmal haploide und diploide Eier nicht streng vergleichbar seien, und daß zweitens und vor allem es sich bei der habituellen Parthenogenesis um Anpassungserscheinungen handeln müsse, wobei auch die Geschlechtstendenz beeinflußt worden sein könne.

Unsere Argumentation wird durch diese Erwägungen insofern nicht berührt, als ja die Anpassungen, ihr Bestehen vorausgesetzt, allein die diploide Eizelle, nicht aber auch die Körperzellen betreffen, da bei propagativer Vermehrung niemals ein Geschlechtswechsel auftritt. So bleibt also der Gegensatz zwischen den Sporophytenzellen und dem diploiden Ei bestehen.

Man könnte sich übrigens auch, falls die Correns'sche Annahme nicht für alle Pflanzen gelten und es Eizellen geben sollte, die wie die männlichen Keimzellen die Tendenz hätten, zur Hälfte männliche, zur Hälfte weibliche Nachkommenschaft zu liefern, umgekehrt das für parthenogenetische Organismen mit ausschließlich weiblicher Deszendenz wie *Chara crinita* dahin zurecht legen, daß bei ihnen in Anpassung an die sehr viel größere Wichtigkeit der weiblichen Individuen nur mehr Eier mit weiblicher Tendenz entstünden. —

Der zweite Punkt, der sich unseres Erachtens dafür anführen läßt, daß diploide Eizellen und vegetative Sporophytenzellen trotz der

Digitized by Google

gleichen Chromosomenzahl in ihren Kernen nicht gleichwertig sind, ist der Umstand, daß die Adventivembryobildung aus Nucellarzellen, also aus Sporophytenzellen, wie sie bei *Caelebogyne* usw. vorkommt, so gut wie immer, Parthenogenesis dagegen, auch somatische, so gut wie nie mit Polyembryonie verknüpft zu sein pflegt. Wir müssen annehmen, daß in beiden Fällen ein besonderer spezifischer Reiz die jeweils in Entwicklung tretenden Zellen zur Embryogenese veranlaßt. Wären nun Eizelle und Nucelluszellen physiologisch einander ganz gleich organisiert, so müßte man erwarten, daß beide Zellarten in gleicher Weise auf den Reiz reagierten, so wie wir ja auch sehen, daß bei der Nucellarembryonie eine größere Anzahl nebeneinander gelegener Nucelluszellen in Entwicklung zu treten beginnen. In Wirklichkeit aber verläuft die Sache eben so, daß entweder nur die Eizelle allein reagiert, oder aber nur die Nucelluszellen, obwohl doch beide in unmittelbarer Nachbarschaft gelegen sind, und obwohl im letzteren Falle, so z. B. bei *Citrus* und *Funkia*, die Eizelle sogar befruchtet worden ist, ihr Kern also über dieselbe Chromosomenzahl verfügt wie die Kerne der Nucelluszellen. Und daraus scheint mir hervorzugehen, daß die Eizelle eine Zelle sui generis auch dann bleibt, wenn sie diploid ist.

Wenn die beiden eben erörterten Umstände der Ansicht, daß das diploide Ei und vegetative Sporophytenzellen gleichwertig seien, nicht günstig sind, so fragt es sich, ob diese nicht eine Stütze findet in dem Umstande, daß beide Zellarten die gleiche Chromosomenzahl in ihren Kernen führen. Ist er es doch, der Strasburger veranlaßt, das diploide Ei für eine vegetative Körperzelle zu halten.

Aber, wie bereits früher ausgeführt wurde (Winkler 1906, p. 237), darin liegt offenbar eine Überschätzung der Bedeutung, die die Chromosomenzahl für den physiologischen Charakter der Zelle hat. Finden wir doch, daß alle die zahllosen Zellen des Sporophytenkörpers trotz — im allgemeinen — gleicher (diploider) Chromosomenzahl doch in ihren morphologischen Eigenschaften und physiologischen Leistungen tausendfach voneinander verschieden sind; auch in ihrer Entwicklungsfähigkeit: es kann beispielsweise bei gewissen Pflanzen in Regenerationsvorgängen etwa eine Cambiumzelle eine neue Pflanze zu liefern imstande sein, eine Epidermiszelle aber nicht, obwohl die Kerne beider Zellen über die gleiche Chromosomenmenge zu verfügen haben. Ebenso sind doch zweifellos die Zellen des Gametophyten, etwa die Rhizoiden, Assimilations- und Keimzellen eines Asplenium-Prothalliums, oder Ei, Synergiden und Antipoden einer Phanerogame sehr wesentlich voneinander verschieden, wenn sie auch alle die gleiche (haploide) Chromosomenzahl in ihren Kernen führen. Aus alledem scheint sich mir der Schluß zu ergeben, daß über die spezifischen physiologischen und morphologischen Eigenschaften einer Zelle

Digitized by Google

nicht die Zahl der Chromosomen entscheidet, die in ihrem Kerne vorhanden ist, und man kann daher auch lediglich daraus, daß das diploide Ei und die somatischen Sporophytenzellen dieselbe Chromosomenzahl besitzen, nicht auf Gleichwertigkeit der beiden Zellkategorien schließen.

So führen also alle unsere Erwägungen zu dem Schlusse, daß kein Grund vorliegt, die diploide Keimzelle für gleichwertig einer beliebigen vegetativen Körperzelle zu halten. Es erhebt sich nun die Frage, ob es berechtigt ist, ihr Keimzellcharakter zuzuschreiben.

2. Kommt der diploiden Eizelle Keimzellcharakter zu?

Als selbstverständlich dürfte anzusehen sein, daß bei Organismen, bei denen die Keimzellen eine spezifische, von der der Körperzellen verschiedene Gestaltung haben, nur solchen Zellen die Keimzellnatur zugesprochen werden kann, die diese Form besitzen, also die charakteristische morphologische Ausbildung als Ei oder Spermatozoon haben. Daher wir denn auch die Pseudomixis von der Amphimixis zu unterscheiden haben. Diesen Anforderungen nun entsprechen die Eier und die Spermatozoen aller parthenogenetischen Pflanzen durchaus; sie haben durchaus typische Ei- oder Spermatozoenform, sind nur, den Regeln der Kernplasmarelation entsprechend, oft proportional größer. Speziell für die diploiden Farnspermatozoen ist überdies noch ausdrücklich festgestellt worden (Farmer und Digby 1907), daß nicht nur ihre Form, sondern auch ihr physiologisches Verhalten, ihre Schwimmfähigkeit und chemotaktische Empfindlichkeit durchaus normal sind, wie auch die diploiden Eier der apomiktischen Farne die chemotaktischen Reizstoffe ausscheiden. All das spricht sicherlich eher für, als gegen den Keimzellcharakter der fraglichen Elemente.

So bleibt als einziger äußerlich wahrnehmbarer Unterschied zwischen haploider und diploider Keimzelle die verschiedene Chromosomenzahl, und wir würden in der Tat der diploiden Keimzelle den Keimzellcharakter absprechen müssen, wenn das eigentliche Wesen der Keimzelle darin bestünde, daß ihrem Kern nur die haploide Chromosomenzahl zukommt. Das kann aber nicht der Fall sein, da sie den Besitz nur der haploiden Chromosomenzahl mit allen Zellen der normalen Gametophyten teilt, die deshalb, weil ihre Kerne die reducierte Chromosomenzahl haben, ebensowenig zu Keimzellen werden, wie eine Keimzelle deswegen ihren Keimzellcharakter zu verlieren braucht, weil sie diploid ist. Was also für das Wesen der Keimzelle charakteristisch ist, das kann nicht die reducierte Chromosomenzahl sein, sondern das müssen außer der äußeren morphologischen Ausgestaltung seine spezifischen physiologischen Eigenschaften sein. Man

Digitized by Google

kann, wie bereits früher (Winkler 1906, p. 239 ff.) ausgeführt wurde, die Summe dieser spezifischen Eigenschaften, durch die sich das Ei von allen anderen Körperzellen unterscheidet, kurz dahin zusammenfassen, daß man es als befruchtungsfähig und befruchtungsbedürftig bezeichnet. Wenn es sich nun nachweisen ließe, daß diese beiden wesentlichen physiologischen Keimzellbesonderheiten von der Chromosomenzahl abhingen derart, daß sie nur bei haploiden Eiern aufträten und dem Ei mit der unreducierten Chromosomenzahl abzusprechen wären, dann allerdings, aber auch erst dann wären wir berechtigt, diploidchromosomigen Zellen auch bei typisch keimzellenhafter äußerer Struktur den Keimzellcharakter abzuerkennen.

Nun haben aber offenbar weder Befruchtungsbedürftigkeit noch Befruchtungsfähigkeit direkt irgend etwas mit der Chromosomenzahl zu tun. Ehe wir aber diese Behauptung kurz zu begründen versuchen, wollen wir sehen, wie Strasburger seine gegenteilige Ansicht begründet.

Er führt zur Unterstützung seiner Annahme, daß diploide Eier weder befruchtungsbedürftig noch befruchtungsfähig seien, nur das Verhalten der parthenogenetischen Marsilien an, und meint (1907, p. 166), diese gäben eine „ziemlich bündige Antwort" auf die strittige Frage. „Womit kann nämlich", sagt er, „das apogame Ei einer *Marsilia* besser beweisen, daß es weder befruchtungsbedürftig noch befruchtungsfähig ist, als daß es den Spermatozoiden den Eintritt in das Archegonium unmöglich macht? Während ein die reducirte Chromosomenzahl führendes Ei die Kanalzellen zur Verquellung bringt, dadurch ein Öffnen des Archegoniumhalses bewirkt und dann chemotaktisch die Bewegungsrichtung der Spermatozoiden beeinflußt, fällt dieses alles bei dem diploiden Ei hinweg. Die Kanalzellen verquellen nicht, der Archegoniumhals öffnet sich nicht, eine Ausscheidung von Stoffen, welche die Spermatozoiden sonst anlocken, findet allem Anschein nach nicht statt. Die diploide Chromosomenzahl bedingt es also, daß im Ei das Befruchtungsbedürfnis sich nicht einstellt und damit auch der Reiz wegfällt, der die Tätigkeiten sonst auslöst, welche die Befruchtung vorbereiten. Also kommt doch wohl eine grundsätzliche Bedeutung an dieser Stelle der Tatsache zu, daß nicht die einfache, sondern die doppelte Chromosomenzahl im Kern vertreten ist."

Aber gegen diese Argumentation läßt sich sehr viel einwenden.

Zunächst einmal sind inzwischen durch Farmer und Digby (1907) Farne bekannt geworden, bei denen ebenfalls somatische Parthenogenesis wie bei *Marsilia* vorliegt, so *Athyrium Filix-foemina* var. *clarissima* Bolton, bei denen also das Ei auch die diploide Chromosomenzahl im Kerne besitzt, bei denen aber trotzdem die Verquellung der Kanalzellen, die Öffnung des Archegoniumhalses, die

Digitized by Google

chemotaktische Anziehung der Spermatozoen durch vom Ei ausgeschiedene Stoffe und das Eindringen der männlichen Keimzellen in den Halskanal genau so wie bei normal amphimiktischen Formen vor sich geht. Das genügt zum Beweis, daß alle diese Erscheinungen mit der Chromosomenzahl des Eies nicht das Geringste zu tun haben, und wenn sie bei den parthenogenetischen Marsilien ausbleiben, so sagt das über die Befruchtungsbedürftigkeit und die Befruchtungsfähigkeit der Eier nichts aus.

Aber auch abgesehen von dieser ja erst später bekannt gewordenen Tatsache scheint mir die zitierte Argumentation Strasburger's durchaus nicht einwandfrei zu sein. Ebensogut könnte man nämlich etwa behaupten, kleistogame Blüten könnten nur durch den eigenen Pollen bestäubt werden, und dann argumentieren: wodurch kann die kleistogame Blüte besser beweisen, daß sie des fremden Pollens weder bedarf noch überhaupt durch ihn bestäubt werden kann, als dadurch, daß sie ihm den Eintritt in die Blüte unmöglich macht? Sie öffnet sich nicht, bleibt klein, kommt vielleicht überhaupt nicht über die Erde hervor, ihre Lockfarben bilden sich nicht aus, usw. Nun, hier wissen wir, daß die ganze Argumentation falsch ist, da wir leicht experimentell das Gegenteil beweisen können. Bei *Marsilia* geht das, wenigstens vorläufig, nicht; aber so wenig wie die ganze Beweiskette für die kleistogame Blüte bindend ist, so wenig ist sie das auch für *Marsilia*.

Jedenfalls sind solche Argumentationen wie die zitierte Strasburger'sche nicht imstande, den Beweiswert derjenigen Tatsachen zu erschüttern, die sich dafür anführen lassen, daß auch diploide Eier noch befruchtungsbedürftig und befruchtungsfähig sein können, daß mit anderen Worten der Besitz der diploiden Chromosomenzahl an sich ihnen weder ohne weiteres die Entwicklungsfähigkeit verleiht, noch die Befruchtungsmöglichkeit nimmt. Wir können zum Beweise dessen auf früher Gesagtes (Winkler 1906, p. 239 ff.) verweisen, das hier nur kurz rekapituliert sei.

Was zunächst die Befruchtungsbedürftigkeit anbelangt, so spricht sie sich darin aus, daß das Ei nur dann seine Entwicklung beginnen kann, wenn es vorher mit einer anderen Keimzelle verschmolzen ist, wobei eine Verdoppelung der Chromosomenzahl stattfindet, ohne übrigens das einzige Phänomen zu sein. Wenn es nun diese Verdoppelung der Chromosomenzahl wäre, die dem Ei die ihm bisher mangelnde Entwicklungsfähigkeit verliehe, dann könnte man allerdings schließen, daß einer der beiden wesentlichen Eicharaktere, die Befruchtungsbedürftigkeit, mit dem Besitze nur der haploiden Chromosomenzahl zusammenhinge, und daß dieser Charakter der Zelle fehle, die bei somatisch parthenogenetischen Organismen den Embryo liefert. So erklärt denn auch Overton (1904, p. 281) ausdrücklich

Digitized by Google

bei *Thalictrum purpurascens* die Befruchtung für „überflüssig", weil infolge der unterbliebenen Reduktionsteilung im Ei die somatische Chromosomenzahl vorhanden sei, nimmt also an, daß der Besitz der letzteren allein schon dem Ei die Entwicklungsfähigkeit garantiere.

Demgegenüber ist aber darauf hinzuweisen, daß zwischen dem Besitze der einfachen oder doppelten Chromosomenzahl einer Zelle und ihrer Fähigkeit oder Unfähigkeit zur Entwicklung keinerlei direkte kausale Beziehungen bestehen oder zu bestehen brauchen. Denn es befähigt weder der Besitz der somatischen Chromosomenzahl an sich zur Entwicklung, noch ist andererseits das Vorhandensein nur der haploiden Zahl notwendig mit Unfähigkeit zur Entwicklung verknüpft. Ersteres erhellt aus der Tatsache, daß zahllose Zellen des Somas, trotzdem ihre Kerne mit der Vollzahl von Chromosomen ausgerüstet sind, doch durchaus entwicklungsunfähig sind (falls nicht besondere Reizanlässe dazukommen). Letzteres geht aus der Teilungs- und Regenerationsfähigkeit der Zellen in den Gametophyten von Moosen, Farnen usw. hervor, sowie aus der Möglichkeit der generativen Apogamie und Parthenogenesis und der Merogonie. Für all das sind l. c. zahlreiche Beispiele beigebracht worden. Hier sei nur noch hinzugefügt, daß sich die dort (p. 242) ausgesprochene Vermutung, daß auch aus Zellen mit reduciertem Kerne Sporophyten hervorgehen könnten, deren Zellen durchaus die haploide Chromosomenzahl bei völlig normaler Gestaltung des ganzen Organismus beibehielten, inzwischen durch die Entdeckungen von Farmer und Digby und von Yamanouchi (vgl. p. 68) bestätigt hat.

Aus alledem erhellt, daß die Chromosomenzahl an sich mit der Teilungs- uud Entwicklungsfähigkeit direkt nichts zu tun hat, vorausgesetzt natürlich, daß mindestens die haploide Chromosomenzahl vorhanden ist. Man kann also nicht vom Besitz der somatischen Chromosomenzahl ohne weiteres auf Vorhandensein der Entwicklungsfähigkeit schließen, daher auch zwischen dem Ei mit diploider und dem mit haploider Chromosomenzahl hinsichtlich ihres Befruchtungsbedürfnisses lediglich auf Grund der verschiedenen Chromosomenzahlen keinen wesentlichen Unterschied konstruieren. Mit anderen Worten, wenn das Ei der somatisch parthenogenetischen Organismen sich als entwicklungsfähig erweist, so kann der Umstand, daß sein Kern mit der diploiden Chromosomenzahl ausgestattet wurde, nicht das Moment sein, dem diese Entwicklungsfähigkeit zu verdanken ist, sondern es muß durch irgendeinen anderen Faktor bewirkt werden. Damit aber befindet sich das diploide Ei in derselben Lage wie das haploide, nur das bei ihm die mangelnde Entwicklungsfähigkeit nicht durch die Befruchtung, sondern durch einen anderen Faktor hergestellt wird. Daß dieser Faktor aber nicht die Diploidchromosomigkeit sein kann, ergeben unsere Erörterungen, und damit fällt einer der Hauptgründe

Digitized by Google

weg, wegen deren man das diploide Ei nur als eiähnliche, vegetative Zelle ansehen könnte.

Ähnlich verhält es sich mit der Befruchtungsfähigkeit. Hier lautet die Frage: sind wir berechtigt, dem diploiden Ei auf Grund der Tatsache, daß es die unreducierte Chromosomenzahl hat, die Befruchtungsfähigkeit abzusprechen, und ist sexuelle Kernverschmelzung nur zwischen haploiden Kernen möglich? Das ist eine Frage, über die in jedem einzelnen Falle sicheren Entscheid natürlich nur das Experiment erbringen kann. Vielleicht sind die diploiden Spermatozoen somatisch apogamer Farne und die diploiden Eier apospor entstandener Moose oder somatisch parthenogenetischer Farne ein dafür geeignetes Versuchsmaterial: unsere Frage wäre beantwortet, wenn es sich etwa bei Bastardierungsversuchen herausstellte, daß die Spermatozoen von *Athyrium filix-foemina* var. *clarissima* Jones befruchtungsfähig wären.

Solange solche Versuche, die, falls sie negativ verliefen, übrigens nur mit großer Vorsicht zu verwenden wären, nicht vorliegen, sind wir auf theoretische Erwägungen und gelegentliche Beobachtungen angewiesen, wie solche früher gegeben wurden (Winkler 1906, p. 245 ff.). Aus ihnen geht hervor, daß es nicht gerechtfertigt ist, dem diploiden Ei lediglich deswegen, weil es die somatische Chromosomenzahl besitzt, die Befruchtungsfähigkeit abzusprechen, es also dem haploiden Ei als wesensverschieden gegenüberzustellen.

Wenn nun so unsere bisherigen Überlegungen zu der Auffassung führen, daß die diploide Eizelle keineswegs einer beliebigen Körperzelle gleichwertig ist, und daß keine Gründe vorliegen, ihr den Charakter einer Keimzelle abzuerkennen, so soll damit nun nicht etwa behauptet werden, daß haploide und diploide Keimzellen ihrerseits vollkommen identisch und gleichwertig wären. Das sind sie sicherlich nicht, weswegen wir ja auch generative und somatische Parthenogenesis voneinander zu unterscheiden haben. Es kam uns nur darauf an, zu zeigen, daß die Eizelle, auch wenn ihr Kern die diploide Chromosomenzahl besitzt, doch eine Zelle sui generis bleibt, die sich nach Form, Entwicklungsgeschichte und physiologischem Charakter von allen anderen Zellen wesentlich unterscheidet. Wenn daher aus ihr sich spontan ein Embryo entwickelt, so ist das ebenfalls ein Vorgang sui generis, der viel Gemeinsames mit der Entwicklung der unbefruchteten haploiden Eizelle zum Embryo hat, sehr viel weniger Gemeinsames aber mit der Entstehung von Keimen aus vegetativen Zellen des Gametophyten oder gar des Sporophyten, also mit der Apogamie und der vegetativen Propagation. Es bleibt daher gerechtfertigt, die spontane Embryogenese aus dem diploiden Ei als soma-

Digitized by Google

tische Parthenogenesis von der Keimbildung aus vegetativen Gametophytenzellen als der Apogamie und der Knospenbildung aus Sporophytenzellen als der Propagation zu unterscheiden.

Siebentes Kapitel.

Die Beziehungen zwischen Apomixis und Generationswechsel.

Die Beziehungen zwischen den verschiedenen Arten der Apomixis und dem Generationswechsel erfordern eine spezielle Darlegung, da sie ziemlich komplizierter Natur sind, und eine Übereinstimmung unter den Forschern, die sich überhaupt darüber geäußert haben, nicht besteht.

Am einfachsten liegen die Dinge bei der vegetativen Propagation. Durch sie entstehen ja aus vegetativen Gametophytenzellen immer wieder neue Gametophyten oder aus vegetativen Sporophytenzellen neue Sporophyten. Dabei wird zwar das ungleichnamige Stadium ausgeschaltet, aber nur faktisch, nicht auch theoretisch, da es unter entsprechenden Bedingungen jederzeit wieder auftreten kann. Das gilt auch für Pflanzen, deren Sporophyt sich jahrtausendelang immer nur auf propagativem Wege erhält, wie das z. B. bei der kultivierten Banane der Fall ist. Immer handelt es sich dabei um eine Existenzverlängerung der haploiden oder der diploiden Entwicklungsphase, durch die aber wenigstens theoretisch das eventuelle Eintreten der anderen nicht unmöglich gemacht, der Generationswechsel also nicht ausgeschaltet wird.

Anders ist es, wenigstens nach der Ansicht mancher Autoren, bei Parthenogenesis und Apogamie.

So meint Strasburger (1904, p. 160; vgl. auch 1905, p. 57 und die 8. Aufl. des Bonner Lehrbuchs, p. 141), daß bei der somatischen Parthenogenesis der Generationswechsel einfach ausgeschaltet würde; denn die mit diploidchromosomigen Kernen versehenen Embryosäcke könnten „nicht als Anfang einer neuen Generation, als Makrosporen, gelten, vielmehr sind sie Gewebszellen ihres Elters".

Eine weitere Beziehung zwischen Parthenogenesis und Generationswechsel findet er (Strasburger 1906, p. 2) darin, daß das Nichtvorhandensein des Generationswechsels bei manchen Organismen den Eintritt der Parthenogenesis erleichtere: „Das Fehlen einer diploiden Generation bei Chlorophyceen, Phaeosporeen erklärt es auch,

Digitized by Google

warum Parthenogenesis bei ihnen so leicht sich einstellen kann. Die Gameten, beziehungsweise Eier, verfügen über die für die haploide, noch allein vorhandene Generation notwendige Chromosomenzahl. Es braucht somit aus ihrer Keimung nur die Reduktionsteilung ausgeschaltet zu werden, damit der Keimling über die ihm zukommende Chromosomenzahl verfüge". Und ebenso (1907, p. 167): „Bei jenen niederen pflanzlichen Organismen, welche zwar schon geschlechtlich differenziert sind, die aber aus dem Befruchtungsprodukt noch nicht eine besondere Generation ausgestaltet haben, die vielmehr die Keimung der Zygote gleich mit einem Reduktionsvorgang einleiten, ist demgemäß Parthenogenesis sehr leicht. Ein Ulothrix- oder Spirogyragamet enthält dieselbe Chromosomenzahl wie der Ulothrix- oder Spirogyrafaden; wenn also die Befruchtung unterbleibt, braucht nur die Reduktionsteilung ausgeschaltet zu werden, für die Bedürfnisse der einzigen, die Pflanze repräsentierenden haploiden Generation ist unter allen Umständen gesorgt."

Die gleiche Ansicht hat übrigens schon vorher Davis (1905, p. 562) ausgesprochen: „There are two types of parthenogenesis in plants: (1) that in the thallophytes where there is no sporophytic generation, and (2) that in higher forms when the life history is complicated by an alternation of generations. We know nothing of the cytological conditions in the first group including such types as *Chara crinita*, *Cutleria*, some species of *Spirogyra* and *Zygnema* and numbers of the lower Chlorophyceae und Phaeophyceae whose motile gametes will germinate like zoospores should they fail to conjugate with one another. But since there is no reason to suppose that there are reduction phenomena at gametogenesis, the unfertilized gamete is fully prepared with respect to the number of chromosomes to continue the parent stock."

Die Fragen also, die wir in diesem Kapitel zu behandeln haben, lauten: 1. Wird durch die Parthenogenesis und Apogamie der Generationswechsel ausgeschaltet? und 2. Ist bei den erwähnten Tallophyten der Eintritt der Parthenogenesis dadurch erleichtert, daß bei ihnen kein Generationswechsel vorhanden ist?

Um zunächst auf die zweite Frage einzugehen, so ist sie unseres Erachtens unbedingt zu verneinen. Denn was zunächst Strasburger's Meinung anbelangt, die Chlorophyceen und Phaeosporeen seien hinsichtlich der Leichtigkeit, mit der bei ihnen Parthenogenesis auftreten könne, vor den höheren Gewächsen insofern bevorzugt, als „bei ihrer Keimung nur die Reduktionsteilung ausgeschaltet zu werden braucht, damit der Keimling über die ihm zukommende Chromosomenzahl verfüge", so ist dazu zu bemerken, daß ja für die höheren Pflanzen das gleiche gilt: auch bei der Keimung ihrer Makrospore braucht ja nur die Reduktionsteilung ausgeschaltet zu werden, und

Digitized by Google

der Keimling erhält die ihm zukommende, in diesem Falle diploide Chromosomenzahl.

Zweitens aber und vor allem können wir der Ansicht nicht beipflichten, daß bei diesen Organismen kein Generationswechsel vorläge. Unseres Erachtens muß man vielmehr auch im Entwicklungsgange von *Spirogyra* und sich analog verhaltenden Thallophyten einen Generationswechsel erblicken, so daß beim Eintritt von Parthenogenesis auch hier die eine Generation, nämlich der Sporophyt, die Zygote, mit der für die andere charakteristischen Chromosomenzahl durchgemacht werden, also für die Einführung der Apomixis prinzipiell dieselbe Schwierigkeit vorliegen muß, wie bei den höheren Pflanzen.

Die Ansicht, daß auch Organismen wie *Spirogyra* einen regelrechten Generationswechsel haben, ist nun ausführlicher zu begründen. Es erscheint das um so mehr geboten, als die Ansichten der verschiedenen Forscher über das Wesen und das Vorhandensein oder Fehlen des Generationswechsels bei dieser oder jener Organismengruppe merkwürdig verschieden und unbestimmt sind. So ist z. B. Wettstein (1903, p. 6 u. a. a. O.) der Ansicht, daß bei den Angiospermen kein Generationswechsel vorhanden ist, da die geschlechtliche Generation bei ihnen vollständig ausgefallen ist, während nach Engler (1904, p. 71) bei ihnen der Generationswechsel zwar „in der Samenbildung verdeckt", aber doch noch da ist. Hinsichtlich der Archegoniaten herrscht natürlich Übereinstimmung, nicht aber für alle Abteilungen der Thallophyten. Daß Davis und Strasburger vielen Chlorophyceen und Phaeosporeen den Generationswechsel absprechen, wurde bereits erwähnt. Auch Oltmanns (1905, p. 269) bemerkt: „Bei zahlreichen Formen ist ein Generationswechsel in dem erwähnten Sinne [geschlechtliche und ungeschlechtliche Generation müssen miteinander abwechseln, wenn alle Gestalten zur Geltung kommen sollen, die in den Entwicklungsgang jener Pflanzen hineingehören] einfach nicht vorhanden. Bei sämtlichen Fucaceen, zahlreichen Siphoneen, wie *Dasycladus*, *Acetabularia*, *Codium*, *Bryopsis*, kennen wir nur Sexualpflanzen. Das befruchtete Ei eines Gametophyten liefert sofort wieder einen solchen und nichts anderes." Andere aber, wie Lotsy (1905, 1907) und Chamberlain neigen dazu, auch hier einen Generationswechsel anzunehmen.

Unseres Erachtens ist aber eine einheitliche Auffassung des Generationswechsels nur dann möglich, wenn man in ihm eine notwendige Folge der Einführung der Sexualität erblickt, und demgemäß annimmt, daß er überall da vorhanden sein muß, wo geschlechtliche Fortpflanzung da ist. Eine ausführliche Begründung dieser Ansicht kann hier natürlich nicht gegeben werden und soll an anderer Stelle unter eingehender Berücksichtigung der einschlägigen Literatur er-

Digitized by Google

folgen; nur kurz sei angedeutet, in welchem Sinne wir die Entstehung und Verbreitung des Generationswechsels verstanden wissen möchten.

Daß die haploide Generation die phylogenetisch ältere ist, läßt sich nicht bezweifeln (vgl. bes. Lotsy 1905); als die erste Verschmelzung zweier haploider Zellen eintrat, war in dem Verschmelzungsprodukt die erste diploide Zelle gegeben. Sie war doppelt so groß resp. massig als die haploiden Zellen, da sie eben aus zwei solchen entstanden war, und besaß auch die doppelte Kernmasse und die doppelte Chromosomenzahl: noch jetzt spiegelt sich in der Kernplasmarelation diese Entstehung der ersten diploiden Zelle wieder. Wenn sie sich nun weiterentwickelte und dabei genau so gestaltete wie die haploide Generation, dann mußte sie wieder Gameten liefern, aus deren Verschmelzung tetraploide Zellen hervorgehen mußten. Diese nun waren offenbar nicht gut erhaltungsfähig, vielleicht weil sie wegen der notwendigen Kernplasmarelation zu groß wurden; möglich aber auch, daß ursprünglich mehrmals solche Steigerungen der Kernmasse und Chromosomenzahl durch Verschmelzung diploider, tetraploider usw. Zellen stattfanden, um dann ein Ende zu finden, wenn die für die Species günstigste Zellgröße erreicht war. Dann war also eine weitere Bildung von Gameten nicht mehr möglich, da damit eine Steigerung der Chromosomenzahl über das zulässige oder wenigstens das optimale Maß hinaus verbunden gewesen wäre, es mußten wieder nur ungeschlechtliche Sporen gebildet werden, und so wurde die diploide Generation zum Sporophyten.

Die Sporen, die an ihm entstanden, mögen wohl zuerst diploid gewesen sein, einfach ungeschlechtlich gewordene Gameten, und so wäre die haploide Generation und mit ihr die Sexualität auf die Dauer verschwunden, wenn nicht bei der Sporenbildung das Bestreben, möglichst zahlreiche Sporen zu erzeugen, verbunden mit dem möglichster Materialersparnis dazu geführt hätte, daß Sporen mit haploiden Kernen gebildet wurden, deren natürlich mit derselben Kernmasse die doppelte Anzahl gebildet werden konnte. So stabilisierte sich allmählich der Wechsel zwischen den beiden Generationen, wobei der diploiden die Aufgabe zufiel, durch Erzeugung möglichst zahlreicher Sporen für möglichst große Verbreitung der Art zu sorgen, der haploiden die, durch Erzeugung von Gameten der Art die Vorteile der Amphimixis zugänglich zu erhalten, die im Anfang vielleicht nur darin bestanden, daß durch sie immer wieder die optimale Chromosomenzahl und damit die optimale Zellgröße erreicht wurde.

Die diploide Generation konnte ihre Aufgabe, möglichst viel Sporen zu liefern, natürlich um so besser erfüllen, je kräftiger entwickelt sie war, daher sie auch im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung auf Kosten der haploiden Generation bevorzugt wurde, zumal sie ja auch in dem Besitze der Chromosomenzahl war, die sich

Digitized by Google

nach den ersten Kopulationsvorgängen als die für die Art optimale erwiesen hatte. Wo, wie bei den Moosen, noch die haploide Generation dominiert, da tritt die diploide mit ihr in so innige Verbindung, daß beide eine ernährungsphysiologische Einheit bilden, und die diploide Generation imstande ist, auch ohne selbst vegetativ besonders kräftig ausgebildet zu sein, eine sehr große Anzahl von Sporen zu liefern. Sowie sie aber selbständig wurde, mußte sie leistungsfähiger ausgebildet werden, und dieser mit den Farnen definitiv einsetzende Prozeß führte denn auch zu einer immer weitergehenden Ausgestaltung der diploiden und einer immer weiter fortschreitenden Rückbildung der haploiden Generation. Das letztere ist wohl folgendermaßen zu verstehen: mit der Ausbildung möglichst zahlreicher Vermehrungszellen, Sporen, war die optimale Entwicklung der Art noch nicht garantiert; es mußten auch noch jedem der aus je einer Spore hervorgehenden Pflänzchen die Vorteile der Amphimixis zugänglich gemacht werden. Mit je weniger Materialaufwand das geschehen konnte, um so besser für die Art. Und so finden wir denn auch, daß schon bei den Farnen — die eben infolge der Einhaltung dieses Prinzipes der Ausgangspunkt für die Entwicklung der höheren Pflanzen werden konnten — der Gametophyt klein bleibt: er ist nur der Träger der gametenbildenden Organe. Der ideale Fall, über den hinaus eine Weiterentwicklung nicht mehr denkbar ist, ist natürlich der, daß die Sporen selbst direkt zu Gameten werden, und er ist ja auch in der Tat bei den Tieren und manchen Pflanzen erreicht.

Nach dieser Anschauung, die hier, wie gesagt, nur ganz flüchtig skizziert und nicht ausführlich begründet werden konnte, muß demnach überall, wo geschlechtliche Fortpflanzung vorkommt, auch ein Generationswechsel realisiert sein, wobei immer die haploide Generation die geschlechtliche, die diploide die ungeschlechtliche sein muß. Und daß das auch wirklich der Fall ist, muß man unseres Erachtens zugeben, ganz gleichgültig ob man die eben entwickelten Ansichten über Ursprung und Bedeutung des Generationswechsels teilt oder verwirft.

Strasburger stützt sich bei der Annahme, daß bei Chlorophyceen und Phaeosporeen keine diploide Generation vorhanden sei, in der Hauptsache auf die Untersuchungen von Allen (1905) über die Keimung der Zygote von *Coleochaete*, die mit einer Reduktionsteilung beginnt, so daß hier in der Tat die Zygote die einzige diploidchromosomige Zelle im ganzen Entwicklungscyklus ist, und meint, es sei auf Grund dieser Feststellung wohl zulässig, anzunehmen, daß auch bei den Phaeosporeen und anderen Chlorophyceen die Keimung mit einer Reduktionsteilung einsetze.

Wenn man nun wohl auch diese letztere Schlußfolgerung zugeben wird, so ist doch, was die sich daran anschließende Vorstellung vom

Digitized by Google

Fehlen eines Generationswechsels bei diesen Organismen anbelangt, daran zu erinnern, daß die befruchtete Eizelle überall, wo ein nicht zu bezweifelnder Generationswechsel vorhanden ist, die erste Zelle des Sporophyten ist. Und sie bleibt das doch auch dann, wenn sie die einzige Zelle des Sporophyten bleibt. Der Sporophyt ist in allen diesen Fällen durchaus nicht etwa gar nicht vorhanden, sondern nur auf eine einzige Zelle reduciert, eben die Zygote. Sie ist auch bei solchen Organismen wie *Spirogyra* (Tröndle 1907) infolge der Verschmelzung der beiden Gametenkerne diploidchromosomig, und stellt daher so lange den Sporophyten dar, bis mit der Beendigung der Reduktionsteilung wieder die ersten haploidchromosomigen Zellen des Gametophyten vorhanden sind. Es gehört zum Wesen des Gametophyten, daß in ihm eine Reduktionsteilung unmöglich ist; eine solche kann nur im Sporophyten vor sich gehen, und wenn daher im Entwicklungsgange eines Organismus auch nur eine einzige Zelle da ist, innerhalb deren sich eine Reduktionsteilung abspielt, so ist diese als Sporophytenzelle anzusehen. Ich pflichte daher Wort für Wort Chamberlain bei, wenn er bei Besprechung der erwähnten Allenschen Arbeit (Botan. Gazette, Bd. 40. 1905, p. 388) sagt: „The statement that there is no generation which could be called a sporophyte, seems to the reviewer to be a serious mistake. *Riccia* has a sporophyte just as has *Sequoia*, the extent of its development being unessential as far as the logical presence of a sporophyte is concerned. The sporophyte generation in lower plants as well as in higher begins with the fertilized egg. Whether the egg then divides once, twice, or a million times, or not at all, neither strengthens nor weekens its title to the term sporophyte. It seems to us that there is an important difference between extreme reduction and complete elimination."

Es ist nur eine Konsequenz unserer Auffassungsweise, wenn wir nicht nur den erwähnten Chlorophyceen und Phaeosporeen, sondern auch den höheren Pflanzen und Tieren einen typischen Generationswechsel zuschreiben. Auch den letzteren ist er ja gewöhnlich abgesprochen worden. Für uns aber ist er wie für Chamberlain (1905) auch hier vorhanden, nur ist, wie bei *Coleochaete* und sich ähnlich verhaltenden Pflanzen der Sporophyt auf eine einzige Zelle reduciert war, so bei den Tieren die haploide Generation nur einzellig. Produkte der Reduktionsteilung sind bei den Tieren wie bei den Pflanzen die Sporen, und zwar Mikrosporen im männlichen und Makrosporen im weiblichen Geschlecht. Hier wie dort ergibt die Keimung der Makrosporen den weiblichen, die der Mikrosporen den männlichen Gametophyten, oder, wie wir hier wohl besser sagen, die weibliche resp. männliche haploide Generation. Während aber selbst bei den höchststehenden Pflanzen fast immer die vegetativen Teile

Digitized by Google

des Gametophyten wenigstens noch in Gestalt einer oder einiger weniger Prothalliumzellen vorhanden sind, wandelt sich bei den Tieren der gesamte Inhalt der Makrospore zum Ei, der der Mikrospore zum Spermatozoon um. Beide stellen die haploide Generation dar, und ihre Kopulation ergibt wieder die erste Zelle der diploiden Generation, das befruchtete Ei.

Wenn nun, um wieder auf die Frage zurückzukommen, die als Ausgangspunkt unserer Erörterungen diente, auch bei denjenigen Organismen, bei denen die diploide Generation nur einzellig ist, ein regelrechter Generationswechsel vorhanden ist, dann kann man natürlich nicht behaupten, daß bei ihnen die Parthenogenesis infolge des Mangels eines Generationswechsels erleichtert sei. Auch bei *Spirogyra* und den sich ähnlich verhaltenden Thallophyten muß beim Eintritt von Parthenogenesis die eine Generation, nämlich der Sporophyt, die Zygote, mit der für die andere Generation charakteristischen haploiden Chromosomenzahl durchgemacht werden, und es müssen daher, da das Zygotenstadium ebenso notwendig in den kompletten Entwicklungsgang der *Spirogyra* hineingehört wie das Sporogonstadium in das der Moose, prinzipiell hier für den Eintritt der Parthenogenesis dieselben Schwierigkeiten vorliegen, wie bei den höheren Pflanzen. Der einzige Unterschied ist der, daß bei den letzteren der Gametophyt, bei den ersteren der Sporophyt die ungewohnte Chromosomenzahl erhält. Und daß der Umstand, daß bei *Ulothrix*, *Spirogyra* usw. die Gamete die gleiche Chromosomenzahl besitzt wie der Thallus, noch nicht genügt, ihr eine besonders große Neigung zu parthenogenetischer Entwicklung zu verleihen, erhellt daraus, daß es ja doch im allgemeinen noch eines ganz besonderen Anstoßes, ganz besonderer äußerer Bedingungen bedarf, um der an sich befruchtungsbedürftigen Gamete die Entwicklungsfähigkeit zu geben. —

Mit den voranstehenden Erwägungen ist zum Teil auch schon die zweite Frage beantwortet, mit der wir uns in diesem Kapitel zu beschäftigen haben, die nämlich, ob der an sich vorhandene Generationswechsel durch die Parthenogenesis oder Apogamie ausgeschaltet wird. Wir müssen diese Frage entschieden verneinen. Weder durch Parthenogenesis noch durch Apogamie wird der Generationswechsel — dessen ursprüngliches Vorhandensein bei allen apomiktischen Organismen vorausgesetzt werden muß, da sie von solchen mit geschlechtlicher Fortpflanzung und also auch mit Generationswechsel abstammen — beseitigt, sondern beide Generationen bleiben auch bei parthenogenetischen und apogamen Pflanzen und Tieren vorhanden. Nur besteht allerdings ein wichtiger Unterschied zwischen den sexuellen Organismen einerseits und den parthenogenetischen oder apogamen andererseits insofern, als bei den ersteren der Gametophyt stets die haploide, der Sporophyt die diploide Chromosomenzahl führen, während

Digitized by Google

bei den letzteren beide Generationen gleicherweise entweder die eine oder die andere Chromosomenzahl haben.

Die Ansicht, daß durch Parthenogenesis und Apogamie der Generationswechsel aufgehoben werde, wäre demnach offenbar nur dann gerechtfertigt, wenn man in dem periodischen Wechsel der Chromosomenzahl das Wesen des Generationswechsels erblicken müßte und einen Gametophyten, der Kerne mit der diploiden Chromosomenzahl besitzt, nicht mehr für einen Gametophyten, sondern nur für einen gametophytenartig gestalteten Sporophyten ansehen dürfte. Es ist also ganz ähnlich wie bei dem diploiden Ei: wie dieses nach Strasburger wegen seiner diploiden Chromosomenzahl keinen Anspruch auf die Bezeichnung Ei mehr hat, so sollen auch der Gametophyt kein Gametophyt und der Sporophyt kein Sporophyt mehr sein, wenn sie je die für den anderen charakteristische Chromosomenzahl aufweisen. Auch hier müssen wir darin wieder eine Überschätzung der Bedeutung sehen, die der Chromosomenzahl zukommt.

Selbstverständlich liegt es uns völlig fern, die große Bedeutung der vor allem von Strasburger (1894) betonten Tatsache zu leugnen, daß beim normalen Generationswechsel ein periodischer Wechsel der Chromosomenzahl vorkommt derart, daß der Gametophyt stets die haploide, der Sporophyt die diploide Zahl erhält. Nur sind unseres Erachtens diese Differenzen in der Chromosomenzahl weder die einzigen noch die wichtigsten Unterschiede der beiden Generationen. Wenn ein Sporophyt durchaus typisch gestaltet ist und Sporangien trägt, wie das nach Yamanouchi (1907) bei *Nephrodium molle* der Fall zu sein scheint, so ist es gewiß gezwungen, ihn deshalb, weil seine Kerne mit der haploiden Chromosomenzahl ausgestattet sind, für einen Gametophyten zu halten; und wenn ein Prothallium wie das der somatisch apogamen Farne bei völlig normaler äußerer Gestaltung Archegonien und Antheridien mit typischen Spermatozoen zur Ausbildung bringt, so ist es gewiß natürlicher, es auch beim Vorhandensein der diploiden Chromosomenzahl in seinen Kernen für einen Gametophyten als für einen Sporophyten zu halten.

Strasburger (1907, p. 139) bemerkt denn auch in seiner letzten Arbeit, der Fall von *Marsilia Drummondii*, die auch diploidchromosomige Kerne im Prothallium führt, lehre, „daß das zweimalige Vorhandensein eines jeden Chromosoms den Kern nicht an der Auslösung der spezifischen Merkmale der haploiden Generation hindert.“ Freilich fährt er dann fort: „Anders in der diploiden Generation, wo das doppelte Vorhandensein der Chromosomen, zum mindesten für Pflanzen, so weit als die Erfahrungen reichen, Bedingung der Entwicklungsmöglichkeit ist. Da die halbe Chromosomenzahl, wie sie jede Geschlechtszelle führt, die Gesamtheit der Speziesmerkmale umfaßt, so handelt es sich in der auf die Doppelzahl eingerichteten

Digitized by Google

Generation gleichsam nur um eine Verstärkung der Wirkung. Wäre diese nicht notwendig, so ließen sich kaum alle die apogamen Einrichtungen begreifen, die dahin gehen, der diploiden Generation der Pflanzen bei Ausschaltung der Befruchtung die Doppelzahl der Chromosomen zu beschaffen."

Inzwischen sind nun aber doch mehrere Fälle konstatiert worden, aus denen hervorgeht, daß auch Sporophyten bei durchaus normaler Ausbildung haploidchromosomige Kerne besitzen können: so bei *Nephrodium molle*, *Lastrea pseudo-mas* var. *cristata apospora*, übrigens auch *Spirogyra* usw. In diesem Zusammenhange sei auch noch einmal an die eigentümliche von Meves (1907) gefundene Tatsache erinnert, daß bei der Honigbiene das Männchen haploidchromosomige, das Weibchen diploidchromosomige Kerne hat. Strasburger wird also wohl selbst die Auffassung jetzt nicht mehr aufrecht erhalten, daß zur Entfaltung der Sporophytenmerkmale die diploide Chromosomenzahl notwendig sei. (Daß sie vorteilhaft sein kann, ist natürlich zuzugeben).

Bei dieser Lage der Dinge neigen denn auch die meisten beteiligten Forscher dazu, die Beziehungen zwischen dem Generationswechsel und der periodischen Reduktion der Chromosomenzahl nicht mehr als so fest und unlösbar anzusehen, als man das früher allgemein tat. So sagt Yamanouchi (1907, p. 146): „It must be admitted that in the case of apogamy at least the number of chromosomes is not the only factor which determines the character of the sporophyte and gametophyte." Auch Farmer und Digby (1907, p. 197) schließen ihre theoretischen Erörterungen mit dem Satze: „The general conclusion to be drawn from this discussion, on the relation between the periodic reduction in the number of the chromosomes and the alternation of generations, is that no necessary correlation exists between the two phenomena." Sie ziehen diesen Schluß vor allem auf Grund dessen, daß „it seems now certain that any cell the nucleus of which is provided with the requisite chromosomes, whether these are in single or duplicate number, is at least potentially endowed with the capacity of forming the starting-point of the entire life-history, in so far as the grosser morphological characters are concerned" (l. c., p. 196). Und endlich spricht auch Goebel (1907, p. 135) Ähnliches aus anläßlich seiner Regenerationsversuche mit den Keimblättern von Farnsporophyten, die Prothallien regenerierten. Er sagt: „Endlich zeigen die angeführten Tatsachen, daß zwischen den zwei „Generationen" der Farne kein scharfer Unterschied vorhanden ist. Man hat einen solchen neuerdings in der Chromosomenzahl finden wollen und gewiß ist die Tatsache sehr wichtig, daß das Prothallium gewöhnlich die x- oder haploide, der Sporophyt die 2x- oder diploide Generation darstellt. Indessen zeigen die neueren Beobachtungen von

Digitized by Google

Strasburger und Farmer, daß es auch Prothallien mit nicht reduzierter Chromosomenzahl geben kann, daß also die Formverschiedenheiten zwischen beiden Generationen jedenfalls mit der Chromosomenzahl nicht zusammenhängen."

Die Frage, worin denn nun, wenn der periodische Wechsel der Chromosomenzahl nicht das Wesentliche am Generationswechsel ist, dieses eigentlich bestehe, können wir hier natürlich nicht erörtern; es sei auf die früher (Winkler 1906, p. 261ff.; vgl. auch oben p. 118ff.) gegebenen Andeutungen verwiesen.

Nach alledem muß also auch ein diploides Prothallium, wie es bei den somatisch apogamen und parthenogenetischen Farnen und Phanerogamen vorkommt, trotz des Besitzes diploidchromosomiger Kerne als Gametophyt angesehen werden. Und ebenso sind die haploiden Sporophyten der generativ apogamen und parthenogenetischen Gewächse Sporophyten, wenn ihre Kerne auch mit der für den Gametophyten charakteristischen Chromosomenzahl ausgerüstet sind. Wenn dem aber so ist, dann wird also auch durch Parthenogenesis und Apogamie der Generationswechsel nicht ausgeschaltet, er wird vielmehr trotz der konstant bleibenden Chromosomenzahl beibehalten. Nur wird er nicht unwesentlich modificiert. Denn es unterscheidet sich ja der ganze Entwicklungscyklus der parthenogenetischen oder apogamen Organismen von dem sexuell gebliebener gerade dadurch, daß die eine Phase des Generationswechsels mit der für die andere typischen Chromosomenzahl durchgemacht wird. Sporophyt wie Gametophyt besitzen also die diploide, für den Sporophyten charakteristische Chromosomenzahl, wenn somatische Parthenogenesis oder Apogamie vorliegt; beide sind dagegen haploidchromosomig, wenn es sich um generative Parthenogenesis oder Apogamie handelt. Das gilt auch für die Tiere. So wird bei der experimentellen Parthenogenesis der Seeigel die haploide, bei den zahlreichen Tieren, bei denen die Ausbildung des zweiten Richtungskörperchens unterbleibt, die diploide Chromosomenzahl beibehalten.

Als ausgeschlossen kann es übrigens nicht bezeichnet werden, daß auch bei Pflanzen, wie das für manche Tiere bekannt ist, eine nachträgliche Regulierung der Chromosomenzahl vorkommt, also eine Reducierung bei somatischer, eine regenerative Verdoppelung der Chromosomenzahl bei generativer Parthenogenesis oder Apogamie. Bisher sind aber solche Fälle noch nicht gefunden worden; doch gehört in gewissem Sinne die Pseudomixis hierher.

Digitized by Google

Achtes Kapitel.

Ursache und Auslösung von Parthenogenesis und Apogamie.

Die wichtige Frage, wodurch in jedem einzelnen Falle Parthenogenesis oder Apogamie veranlaßt werden, ist noch weit davon entfernt, auch nur einigermaßen exakt beantwortet werden zu können. Aus den Erörterungen des sechsten Kapitels geht jedenfalls so viel hervor, daß der Eintritt oder Nichteintritt parthenogenetischer oder apogamer Entwicklung nichts direkt zu tun hat, mit der Chromosomenzahl in den Kernen der Zellen, die als Ausgangspunkt der Entwicklung dienen.

Offenbar müssen wir bei einem Versuch, die möglichen Antworten auf unsere Frage zu besprechen, die habituelle und die fakultative Parthenogenesis und Apogamie scharf auseinander halten. Wo die Apomixis habituell geworden ist, könnte man versucht sein anzunehmen, daß es jedenfalls keines besonderen Anstoßes von außen bedürfe, um sie auszulösen. Die Entstehung eines Embryos in der unbestäubten Blüte wäre dann lediglich aufzufassen als eine notwendige Phase im Entwicklungsgange der Pflanze, die im Verlauf der Blütenentwicklung ebenso notwendig und spontan auf die vorangegangenen Stadien folgte wie etwa die Ausgliederung der Carpell-Primordien auf die der Staubfäden in einer Zwitterblüte. Und während sonst eben gerade die Embryobildung im ganzen (normalen) Lebenslauf der Pflanze der einzige Vorgang ist, der nicht notwendig auf das Vorangegangensein der vorhergehenden Stadien folgt, würde das Charakteristische der apomiktischen Embryobildung innerhalb des Fruchtknotens darin bestehen, daß sich die Pflanze auch für diesen Vorgang unabhängig von dem Außenreize gemacht hat. Wenn man sich dieser Auffassung anschließt, so fällt die Frage nach der Natur des die Apomixis im Verlauf der Ontogenese auslösenden Faktors weg, und es bleibt allein zu untersuchen, wodurch es der Pflanze im Verlauf der Phylogenese ermöglicht wurde, auf den an sich für die Embryobildung nötigen Außenreiz zu verzichten.

Freilich bleibt dabei die Möglichkeit offen, daß jeweils im kritischen Moment ein Innenreiz als auslösender Faktor in Betracht käme, und die Grenze zwischen Außenreiz und Innenreiz ist in unserem Falle nicht leicht zu ziehen. So wäre z. B. denkbar, daß die Änderungen physikalisch-chemischer Natur, die in einer Blüte infolge des Ausbleibens der Bestäubung eintreten, die Eizelle zur Parthenogenesis veranlaßte. Daß infolge der Bestäubung innerhalb der Blüte tiefgreifende Änderungen vor sich gehen, ganz unabhängig von der Befruchtung der Eizelle, kann keinem Zweifel unterliegen. Wissen wir

Digitized by Google

doch, daß z. B. bei Orchideen das Eindringen des Pollenschlauches überhaupt erst die weitere Ausbildung der Samenknospen bis zum empfängnisfähigen Zustand bedingt, daß in vielen Fällen von Parthenokarpie die Weiterbildung des Fruchtknotens zur Frucht allein infolge der Bestäubung geschieht, und daß auch die Entstehung von Adventivembryonen lediglich eine Folge der Bestäubung sein kann wie z. B. bei *Opuntia* (Ganong, 1898). Wenn das Eindringen des Pollenschlauches in den Fruchtknoten an sich schon so weitgehende morphogene Wirkungen hat, so ist es klar, daß auch tiefgreifende Änderungen physikalisch-chemischer Art in der Umgebung der Eizelle damit verknüpft sein müssen, Änderungen, die vielleicht bei der Entwicklungsanregung des befruchteten Eies mit beteiligt sind. Bleiben sie aus, so befindet sich also das Ei damit in anderer physikalisch-chemischer Umgebung, die ihren Charakter vielleicht beim Altern der unbestäubten Blüte noch mehr ändert. Normalerweise ist nun allerdings gerade diese Differenz nicht imstande, parthenogenetische Entwicklung der Eizelle auszulösen, wie das Verhalten unzähliger unbefruchteter Blüten beweist. Aber es wäre nicht undenkbar, daß einmal, etwa als Mutation, eine Blüte vorkäme, bei der gerade die physikalisch-chemischen Verhältnisse, wie sie in der unbestäubt bleibenden Blüte in der Umgebung des Eies herrschen, Parthenogenesis inducierten. Sie übertrug diese Eigenschaft auf ihre Nachkommen, und da bei denen also damit der Samenansatz gesichert war, so konnten sie allmählich die bestäubungsbedürftig gebliebenen Individuen verdrängen, zumal wenn bei diesen irgendwelche Erschwerung der Bestäubungs-Chancen dazu kamen.

Die Zulässigkeit einer solchen Auffassung kann nicht bestritten werden, doch ist sie so hypothetisch, daß mit ihr nicht viel gewonnen ist. Der ganze Gedankengang wurde in der Hauptsache auch nur angeführt, um zu zeigen, daß selbst bei der habituellen Apomixis, die durch ihr Dasein zu beweisen scheint, daß die Eizelle keines besonderen Anstoßes bedarf, um zum Embryo zu werden, doch sehr wohl ein versteckter Faktor vorliegen kann, der auf dem Wege eines Reizanstoßes der an sich nicht entwicklungsfähigen Eizelle die Entwicklungsfähigkeit verleiht.

Die Ansicht der meisten Parthenogenesisforscher geht denn auch dahin, daß auch bei habitueller Parthenogenesis und Apogamie nach den Ursachen zu forschen ist, die jeweils die Eizelle zur Entwicklung drängen.

Wie bereits in dem Kapitel über Parthenokarpie bemerkt wurde, könnte man da zunächst annehmen, es läge bei den parthenogenetischen oder apogamen Pflanzen autonome Parthenokarpie vor, die nun ihrerseits vermöge der engen korrelativen Wechselbeziehungen zwischen Samen- und Fruchtentwicklung die parthenogenetische Em-

Digitized by Google

bryobildung induciere. Es wurde aber schon früher (vgl. p. 103) gezeigt, daß diese Annahme nicht sehr wahrscheinlich ist.

Von mehreren Seiten ist ferner angenommen worden, daß als veranlassendes Moment für den Eintritt der apomiktischen Keimerzeugung Änderungen in den Ernährungsverhältnissen der Ovula in Betracht kämen. So gibt Ernst (1886) an, daß bei *Disciphania Ernstii*, von der freilich noch nicht sicher bekannt ist, welchen Modus der Apomixis sie besitzt, nach der Anthese die Spindeln der weiblichen Ähren an der herabhängenden Spitze infolge intensiven Zuflusses von Nährmaterial keulenförmig anschwellen. Und da nun gerade an diesen angeschwollenen Inflorescenz-Spitzen sich die apomiktisch entstehenden Früchte ausbilden, so vermutet Ernst, daß die reichliche Nährstoffzufuhr die apomiktische (nach Ernst's eigener Ansicht parthenogenetische) Embryoentstehung hervorrufe.

Auch Strasburger (1904, p. 145) vertritt ähnliche Anschauungen. Er sagt: „Der Zufluß besonderer Nährstoffe nach den jungen Samenanlagen, wie er bei den apogamen Arten in der starken Inhaltsfüllung der Zellen und Anschwellung der Kernnukleolen sich kundgibt, löste wohl solche Vorgänge [apogame Fortpflanzung] aus. Da die sexuelle Keimerzeugung unterblieb, so fanden diese Nährstoffe keine Verwendung und veranlaßten schließlich eine vegetative Weiterentwicklung des Archespors und damit auch die Bildung eines vegetativen Keimes."

Es ist dabei beachtenswert, daß es nach Strasburger's Ansicht von der spontanen Entwicklungsfähigkeit einer diploidchromosomigen Eizelle zum Aufkommen der Parthenogenesis schon genügt, wenn das Archespor sich vegetativ weiterentwickelt, also ohne Reduktionsteilung; „damit" ist für ihn auch die Bildung eines vegetativen Keimes gegeben, so daß es dann für die Eizelle selbst keines weiteren Reizes bedarf, der sie dazu veranlaßte, in Entwicklung zu treten. Wir werden auf diesen Punkt noch eingehender zu sprechen kommen. An dieser Stelle ist es aber für die Beurteilung des Wertes von Ernährungseinflüssen als auslösender Faktoren für die Apomixis natürlich nebensächlich, ob sich die Wirkung der fraglichen Einflüsse auf eine Archesporzelle oder auf das Ei äußert.

Nun ist aber unseres Erachtens die Ansicht, daß der Zustrom besonderer Nährstoffe zu den Samenanlagen apomiktische Keimerzeugung auslöse, aus verschiedenen Gründen nicht haltbar.

Erstens erhebt sich sofort die Frage, warum denn überhaupt der reichliche Zufluß besonderer Nährstoffe nach den Samenanlagen noch stattfindet? Ist er doch auch bei normal sexuellen Pflanzen nicht unabhängig von der Entwicklung der Samenknospen, sondern vielmehr veranlaßt durch Wirkungen, die von den eine befruchtete Eizelle enthaltenden Ovulis ausgehen. Das erhellt ohne weiteres aus

Digitized by Google

dem Verhalten der Fruchtknoten unbefruchtet gebliebener Blüten und noch deutlicher aus dem von vereinzelten Samenknospen, die innerhalb eines mehrere fertile Ovula enthaltenden Fruchtknotens absterben, weil sie nicht von einem Pollenschlauch erreicht wurden und also keinen Embryo entwickeln. Der reiche Zustrom von Nährstoffen also, der in die ihnen unmittelbar benachbarten Samenknospen einfließt und diese mit ihrem Embryo reichlich ernährt, dringt nicht in sie hinein, obwohl er ihnen an sich ebenso leicht zugänglich ist als den anderen Ovulis. Das weist darauf hin, daß im allgemeinen der reichliche Zufluß von Nährmaterial zu jugendlichen Samenknospen nur dann stattfindet, wenn in ihnen wachsende Embryonen vorhanden sind, und es entspricht dieses Verhalten durchaus der allgemein bestätigten Erfahrung, daß Organbildung und Wachstum fast nie durch Stoffzufuhr veranlaßt werden, sondern daß umgekehrt sie die Zuwanderungen der Nährstoffe regulieren (vgl. Pfeffer 1897, p. 517 ff., p. 599 ff.). So können z. B. auch Achselknospen nicht einfach durch starken Zufluß von Nährmaterial nach Belieben zum Austreiben gebracht werden; dafür sind andere Reizungen maßgebend (vgl. bes. McCallum 1905). Wenn sie aber ihre Entwicklung begonnen haben, dann findet auch zu ihnen hin der Zustrom der nötigen Nährstoffe statt, offenbar unter dem Einfluß von Wirkungen komplicierter Art, die von den wachsenden Knospen selbst ausgehen. In Anbetracht dieser Verhältnisse erscheint es jedenfalls nicht ohne weiteres richtig anzunehmen, daß bei den habituell parthenogenetischen Gewächsen ein reicher Zufluß von Nährstoffen zu den Samenknospen hin stattfinde, ehe die Embryoentwicklung begonnen hat. Dann kann aber selbstverständlich auch nicht nutritive Reizung als der die Embryogenese auslösende Faktor in Betracht kommen.

Nun gibt es allerdings Fälle, in denen trotz ausbleibender Bestäubung doch ein so reicher Zufluß von Nährmaterial zum Fruchtknoten stattfindet, daß dieser sich zu einer normal gestalteten Frucht ausbildet, nämlich die Fälle von autonomer Parthenokarpie. Diese kann ja unter Umständen sogar so weit gehen, daß auch die Samen sich äußerlich normal ausbilden, woraus also hervorgeht, daß auch in die Ovula hinein sich der Nährstoffzustrom ergossen hat.

Aber gerade dieses Verhalten läßt sich wieder als Argument gegen die Mitbeteiligung von Ernährungsfaktoren bei der Auslösung der Apomixis verwenden. Denn es entwickeln sich ja eben gerade in diesen parthenokarpen Früchten trotz des reichlichen Vorhandenseins aller nötigen Nährsubstanzen keine Embryonen.

Überdies muß es natürlich auch in diesem Falle zweifelhaft bleiben, ob die parthenokarpe Fruchtbildung infolge des starken Zuflusses von Nährstoffen eintritt, oder ob auch in diesem Falle die umgekehrten Beziehungen herrschen.

Digitized by Google

Es läßt sich übrigens auch experimentell erweisen, daß ein überreicher Zustrom von Nährmaterial nicht zur apomiktischen Embryobildung zu führen braucht. (Die Fälle von Parthenokarpie sind ja ebenfalls gewissermaßen Experimente der Natur selbst, die das beweisen). Sorgt man nämlich dafür, etwa durch Ausbrechen aller anderen Blüten einer reichblütigen Inflorescenz, daß zu einer einzigen sorgfältig kastrierten und vor Bestäubung geschützten Blüte eine besonders starke Nährstoffzufuhr stattfindet, so zeigt sich bei cytologischer Untersuchung in allen von mir untersuchten Fällen (*Veronica virginica*, *Oenothera biennis*, *Aconitum napellus*) auch nicht der erste Beginn einer parthenogenetischen Keim- oder Endospermentwicklung. Freilich lassen sich solche Versuche nicht mit Sicherheit verallgemeinern, doch erhöhen sie jedenfalls die Wahrscheinlichkeit nicht, daß nutritive Reizung parthenogenesiserregend wirken könne. Und dem Einwand gegenüber, daß ein solches einmaliges Experiment nicht viel beweise, und daß, falls es nur Jahrhunderte lang fortgesetzt werden könnte, der stets wiederholte Reiz auch hier schließlich doch zum Eintritt der Apomixis führen würde, habe ich bereits an anderer Stelle (Winkler 1906, p. 256) an das Verhalten z. B. der kultivierten Banane erinnert, die seit Jahrtausenden angebaut wird und stets mit Nährstoffen vollgepfropfte Früchte erzeugt, ohne aber jemals außer in seltenen Ausnahmefällen Samen hervorzubringen. Auch die kernlose Mispel kann hier angeführt werden.

Endlich ist noch zu bedenken, daß, wie Overton (1904) fand, bei *Thalictrum purpurascens* nebeneinander in demselben Blütenköpfchen parthenogenetische und befruchtungsbedürftige Blüten sich finden. Auch bei *Hieracium excellens* kommt Ähnliches vor (Rosenberg 1907, p. 156). In beiden Fällen dürften doch wohl die Ernährungsbedingungen, unter denen sich die beiderlei Blütenarten gestalten, wesentlich gleich sein, und es wären jedenfalls wieder unwahrscheinliche Hilfshypothesen nötig, wollte man auch hier an der Anschauung festhalten, daß Ernährungsbedingungen die Parthenogenesis veranlaßten.

Aus alledem ergibt sich, daß der Versuch, Ernährungsfaktoren als maßgebend für den Eintritt oder Nichteintritt parthenogenetischer oder apogamer Embryobildung anzusehen, nicht genügend begründet ist. Es muß im Gegenteil als unwahrscheinlich bezeichnet werden, daß sie eine wesentliche Rolle dabei spielen. —

Die Schwierigkeiten, die der Annahme einer stofflichen Reizung entgegenstehen, bleiben aber auch dann bestehen, wenn man nicht die Quantität, sondern die Qualität der zuströmenden Substanzen als maßgebend ansieht, also annimmt, daß nicht überreicher Zustrom von Nährmaterial in die Ovula das Ei zur Entwicklung anregt, sondern die Zuführung bestimmter entwicklungserregender Reizstoffe, die etwa ein

Digitized by Google

Analogon zu den organbildenden Substanzen von Sachs darstellten. Man könnte sich ja denken, daß etwa in den Blättern der parthenogenetischen Pflanzen gewisse spezifische Reizstoffe entstünden, die, in die Samenknospen gelangt, das Ei zur Entwicklung reizten. Aber diese Annahme ist zunächst einmal rein hypothetisch und durch keine Tatsache unterstützt. Überdies würde sie das Bestehen der Apomixis ebensowenig erklären, wie die Sachs'sche Annahme von blütenbildenden Substanzen die Blütenbildung erklärt. Ferner würde sich sofort die Frage erheben, warum denn diese Stoffe eben nur bei den parthenogenetischen Gewächsen gebildet werden; das ganze Problem wäre also nur verschoben. Und endlich würden wieder *Thalictrum purpurascens* und *Hieracium excellens* dieser Hypothese ganz besondere Schwierigkeiten bereiten, da nicht einzusehen wäre, warum bei ihnen die entwicklungserregenden Substanzen nicht in alle Blüten einwanderten, oder in so reichlicher Menge gebildet würden, daß es für alle Blüten einer Inflorescenz ausreichte. —

Physikalische Zustandsänderungen in der Umgebung des Eies suchte Overton (1902, p. 372) als denjenigen Faktor hinzustellen, der — zunächt bei dem von ihm näher untersuchten *Thalictrum purpurascens* — die parthenogenetische Entwicklung der Eizelle induciere. Coulter und Chamberlain (1904, p. 212) haben sich dieser Vermutung Overton's angeschlossen und glauben, daß sie sich auch auf andere parthenogenetische Pflanzen ausdehnen lasse, ja sehen sogar alle Pflanzen, bei denen sich in der Nähe der Eizelle Ähnliches beobachten läßt wie bei *Thalictrum purpurascens* als parthenogenesisverdächtig an.

Overton's Vermutung gründet sich auf die Beobachtung, daß in der dichten Cytoplasmahülle, die bei *Thalictrum purpurascens* das unbefruchtete Ei umgibt, nachweislich kurz vor Beginn der parthenogenetischen Eiteilung physikalische Änderungen vor sich gehen, die wie er annimmt, irgendwie den osmotischen Druck innerhalb des Eies verändern. Da nun Loeb in seinen allbekannten Arbeiten nachgewiesen hat, daß bei manchen marinen Tieren schon verhältnismäßig geringfügige Änderungen des osmotischen Druckes des umspülenden Mediums genügen, um parthenogenetische Entwicklung der unbefruchteten Eier hervorzurufen, so vermutet Overton, daß auch bei *Thalictrum purpurascens* die von ihm supponierten osmotischen Änderungen im Ei dessen Parthenogenesis zur Folge hätten. Noch weiter als er gehen Coulter und Chamberlain, die (1904, p. 212) auf Grund der Overton'schen Beobachtung die Vermutung aussprechen, daß auch in anderen Fällen „an envelop of cytoplasm may result in the segmentation of the egg", und daß „all cases in which there is a long delay before the egg segments may be suspected of occasional parthenogenesis". So sind ihnen z. B. einige Burmanniaceen partheno-

Digitized by Google

genesisverdächtig, weil Treub (1883) bei ihnen gefunden hat, daß sich das Ei erst teilt, wenn der Embryosack völlig mit Endosperm gefüllt ist.

Aber auch diese Annahmen vermögen nicht zu befriedigen. Zunächst haben sie einen rein hypothetischen Charakter, und vor allem ist die Grundannahme einer Veränderung des osmotischen Druckes innerhalb des Eies als Folge von Änderungen physikalischer Natur in seiner Umgebung eine blose Vermutung, die vorderhand durch keine Tatsache gestützt ist. Aber selbst wenn man wenigstens für *Thalictrum purpurascens* zugeben wollte, daß sie zu recht bestünde, so wäre damit doch nicht viel gewonnen, da dann sofort wieder die Frage entstünde, warum denn die maßgebenden physikalischen Änderungen des Makrosporenprotoplasmas nur in den parthenogenetischen Blüten auftreten und nicht auch in den anderen, oder aber, wenn sie in allen Blüten eintreten, warum sie nicht auch in allen die parthenogenetische Embryobildung bedingen.

Und was die von Coulter und Chamberlain geäußerte Vermutung anbelangt, daß in allen Fällen „in which there is a long delay before the egg segments" Parthenogenesis vorliegen möge, so ist ihr gegenüber daran zu erinnern, daß erstens auch bei unzweifelhaft parthenogenetischen Gewächsen oft die Eizelle ohne besonders merkbaren Verzug in Entwicklung tritt, und daß es zweitens genug Pflanzen gibt, deren Eier zweifellos der Befruchtung zu ihrer Weiterentwicklung bedürfen, sich aber doch nicht sofort nach deren Vollzug teilen. So macht z. B. bei der sicher nicht parthenogenetischen *Thea sinensis* die Eizelle nach der Befruchtung geradezu eine Ruhezeit durch, die bis acht Monate lang (von der Anthese an gerechnet) dauert, und entwickelt sich erst weiter nach erfolgten Differenzierungen im Perikarp und den Samenhüllen. (Cavara 1898, p. 239.) Man wird hiernach also weder aus einem späten Entwicklungsbeginn des Eies auf das Vorhandensein, noch aus einem frühen auf das Fehlen von Parthenogenesis mit Sicherheit schließen dürfen. —

In Vorgängen chemisch-physikalischer Natur sieht auch Loeb (1906, p. 353) die Ursache der Parthenogenesis. Nach seiner Ansicht besteht das Wesen der Befruchtung darin, daß im Ei ein bestimmter chemischer Vorgang, etwa die Synthese von Chromatin aus gewissen Protoplasmabestandteilen hervorgerufen oder beschleunigt wird. Im unbefruchteten Ei kann dieser Prozeß deswegen nicht stattfinden, weil in ihm eine Hemmung besteht oder ein negativer Katalysator vorhanden ist, der durch das Spermatozoon beseitigt oder unschädlich gemacht wird. Bei der natürlichen Porthenogenesis nun „erfolgen die chemischen Vorgänge, welche zur Synthese von Chromatinsubstanz führen, spontan; sei es, daß das Ei schon den positiven Katalysator enthält oder selbst bildet, der sonst durch das Spermatozoon hinein-

Digitized by Google

getragen wird; oder sei es, daß es den negativen Katalysator oder die Hemmung nicht enthält, welche in den übrigen Eiern durch das Spermatozoon oder die künstliche Parthenogenesis erst unschädlich gemacht oder beseitigt werden müssen".

Damit ist nun freilich nicht viel erklärt, selbst wenn man sich auf den Boden der Loeb'schen Befruchtungstheorie stellt. Denn die Frage ist doch eben gerade die, warum im parthenogenetischen Ei diejenigen chemischen Vorgänge, die zu seiner Entwicklung führen, und die normalerweise nur unter dem Einfluß des eingedrungenen männlichen Elementes beginnen, warum diese hier spontan erfolgen. Die Erörterung von Loeb ist also keine Erklärung, sondern nur eine Umschreibung eben der zu erklärenden Tatsache, daß sich das parthenogenetische Ei spontan entwickelt. —

Nahe liegt es natürlich anzunehmen, daß die Einführung der Apomixis irgendwie mit einer Schwächung oder dem gänzlichen Verluste der Sexualität zusammenhinge. Diese Vermutung ist denn auch z. B. von Strasburger (1904, p. 158) und Kirchner (1904, p. 95) geäußert worden. Es ist ja auch selbstverständlich, daß indirekt solche Beziehungen zwischen Apomixis und Geschlechtsverlust bestehen, insofern als bei habituell apomiktischen Pflanzen eben infolge ihrer rein apomiktischen Fortpflanzungsweise die Befruchtung überflüssig oder gar unmöglich geworden ist. Ob man nun aber auch umgekehrt direkte Beziehungen zwischen den beiden Erscheinungen annehmen darf, derart, daß der Geschlechtsverlust als primärer Vorgang die Entstehung der Apomixis zur Folge gehabt habe, erscheint aus verschiedenen Gründen sehr zweifelhaft.

Die Annahme ist an sich so unbestimmt, daß zu ihrer näheren Präzisierung Hilfsannahmen nötig sind, um klar zu machen, wie und auf welchem Wege der Geschlechtsverlust die Apomixis bedinge. Denn daß durch den Geschlechtsverlust als solchen durchaus nicht immer und notwendig Apomixis ausgelöst zu werden braucht, gibt Strasburger (1904, p. 159) selbst zu, indem er an das Verhalten der sterilen Bastarde erinnert. „Bei ihnen ist der Geschlechtsverlust jedenfalls aber auch zu unvermittelt, um eine solche allmählich werdende Erscheinung veranlassen zu können." Hiernach wirkt also nicht der Geschlechtsverlust schlechthin, sondern nur allmählich eintretender Geschlechtsverlust. Übrigens genügt es, wenn sich Apomixis einstellen soll, vielleicht schon, daß „die sexuelle Fortpflanzung zwar noch nicht erloschen ist, wohl aber bereits eine Schwächung erfuhr", ja, es kann die Apomixis sogar schon „von einer Trennung der Geschlechter ausgehen. Diese hat bei den genannten beiden Pflanzen [*Thalictrum purpurascens* und *Antennaria alpina*] die Bestäubung erschwert, und dadurch ähnliche Bedingungen geschaffen, wie sie in anderen Fällen die Verbildung des Pollens mit sich bringt". Auch

Digitized by Google

„die parthenogenetische Fortpflanzung der *Chara crinita* mag durch Diöcie ausgelöst worden sein". (Strasburger 1904, p. 158.)

Die Erschwerung der Bestäubung, der Ausfall der Befruchtung ist es also, wodurch der Geschlechtsverlust apomixiserregend wirkt. Wie können nun aber Bestäubungsschwierigkeiten solche Wirkungen haben? Um diese Frage zu beantworten, werden von Strasburger und Kirchner biologische Momente herangezogen. Nach Strasburger (1904, p. 152) wird durch die erschwerte Bestäubung „das Fortbestehen der betroffenen Art gefährdet. Apogame Fortpflanzung stellt sich als Aushilfe in bestimmten Fällen ein". Und ähnlich möchte Kirchner (1904, p. 95) in der Parthenogenesis „eine Einrichtung sehen, welche in einer andersartigen Weise, als es die viel weiter verbreitete spontane Selbstbestäubung tut, dazu dient, um die Ausbildung von keimfähigen Samen in solchen Fällen sicher zu stellen, wo aus irgendeinem Grunde der Eintritt von Befruchtung ungewiß oder schwierig geworden ist".

Aber abgesehen davon, daß man hier sofort fragen müßte, warum denn nicht auch bei den parthenogenetisch gewordenen Arten wie in so zahlreichen anderen Fällen zur Erhaltung der Art die Fähigkeit fast aller Pflanzen zu ausgiebiger ungeschlechtlicher Vermehrung benutzt wurde, warum also nicht Propagation anstatt Parthenogenesis zur Einführung kam, ist durchaus nicht einzusehen, inwiefern die Tatsache, daß für eine Art die Gefahr vorliegt, bei dauernd ausbleibender Bestäubung auszusterben, die Einführung parthenogenetischer oder apogamer Fortpflanzungsweise bewirken kann. Wenn in einem solchen Falle zur Erhaltung der Art die vegetative Fortpflanzung benutzt wird, so ist das ohne weiteres verständlich, da eben dann nur eine Befähigung in Anspruch genommen wird, die von vornherein vorhanden war und nun vielleicht im Laufe der Jahrhunderte durch Selektion gesteigert wird.

Mit der Parthenogenesis oder der Apogamie aber würde die Pflanze, um sich resp. ihre Art trotz der eingetretenen Bestäubungsschwierigkeiten zu erhalten, ad hoc ein ganz neues ungewöhnliches Mittel einführen. Und diese Annahme verliert nichts von ihrer Ungeheuerlichkeit auch wenn man der Ansicht ist, daß Parthenogenesis und Apogamie ganz „allmählich werdende Erscheinungen" sind. Nur also, wenn die Befähigung zur Parthenogenesis oder Apogamie schon vor Eintritt der erschwerten Bestäubung vorhanden war, wäre die Vorstellung haltbar, daß die Bestäubungsschwierigkeiten zu ihrer ausschließlichen Einführung mitgewirkt hätten. Damit bleibt aber gerade die Frage unbeantwortet, die wir beantwortet haben wollen, die nach der primären Ursache der beiden Apomixisarten.

Aus diesem Grunde können wir uns auch nicht mit der Hilfsannahme befreunden, die Kirchner (1904, p. 96) zur Unterstützung

Digitized by Google

seiner Ansicht anführt. Er nimmt auf Grund der Beobachtungen Overton's an *Thalictrum purpurascens*, „nach denen diese Pflanze Eizellen von somatischem Charakter bildet, die sich wahrscheinlich allein parthenogenetisch entwickeln können und solche mit geschlechtlich differenziertem Kern, die sich wahrscheinlich ohne Befruchtung nicht weiterbilden", an, „daß ursprünglich sehr allgemein in einer Anzahl von Samenanlagen, die gewissermaßen als Reserve für den Fall des Ausbleibens der Befruchtung dienten, bei der Entstehung des Embryosackes die Reduktionsteilung unterblieb und die Eizelle einen vegetativen Charakter behielt. Bei Arten mit gesicherter Befruchtung ist von dieser Einrichtung kein Gebrauch mehr gemacht und sie selbst unterdrückt worden, bei anderen, bei denen die Befruchtung, etwa infolge von Diklinie oder von übermäßig komplizierter Blüteneinrichtung unsicher wurde, ist die Möglichkeit der Parthenogenesis gewahrt geblieben und kann nun entweder, wie bei *Thalictrum purpurascens*, nur im Notfalle in die Erscheinung treten, oder endlich, wie bei den übrigen besprochenen Arten, die geschlechtliche Fortpflanzung ganz ersetzen, wenn die Befruchtung unmöglich geworden ist".

Auch diese Annahme setzt eben das zu Erklärende schon voraus, sie steht zudem in unlösbarem Gegensatz zu den Vorstellungen, die wir über die Entstehung der Sexualität hegen müssen, und nach denen die Parthenogenesis zweifellos als abgeleitete Erscheinung gelten muß. Überdies würde sie sehr schwer anwendbar sein auf parthenogenetische Pflanzen wie *Taraxacum officinale*, die weder diklin noch mit übermäßig komplizierter Blüteneinrichtung ausgestattet sind, und bei denen auch ein so reicher Insektenbesuch stattfindet, daß sie geradezu als Beispiele für besonders gut an die Bestäubungsvermittlung angepaßte Blütenflanzen angeführt werden könnten.

Die weitere Annahme Strasburger's, das Ausbleiben der Bestäubung und Befruchtung wirke dadurch parthenogenesiserregend, daß die den Ovulis zuströmenden Nährstoffe keine Verwendung zur sexuellen Keimerzeugung fänden, wurde schon früher (p. 128) als unhaltbar zurückgewiesen. Und auch die von uns früher (p. 126) angedeutete Möglichkeit, daß die physikalisch-chemischen Änderungen, die nach dem Ausbleiben der Bestäubung in der unbefruchteten Blüte vor sich gehen, als auslösendes Moment in Betracht kämen, bringt uns kaum weiter, da eben dann die Hilfshypothese nötig ist, daß durch Mutation eine Blüte erschien, deren Ei sich im Gegensatz zu dem aller anderen Blüten eben so verhielt.

Überdies basieren alle diejenigen Hypothesen, die Bestäubungsschwierigkeiten und ausbleibende Befruchtung für die Einführung der Parthenogenesis oder Apogamie verantwortlich machen wollen, auf

Digitized by Google

der Annahme, daß die Verbildung des Pollens als primärer Vorgang anzusehen sei. Das nehmen auch Overton (1904, p. 279) und Strasburger (1904, p. 158) an, und mit besonderem Nachdruck neuerdings Tischler (1907, p. 383) in den Worten: „Apogamie [er braucht den Terminus im Sinne von Strasburger] hat sich als „Aushilfe" auf Mutation und Sterilität des Pollens eingestellt und ist nicht das Primäre und die Pollenobliteration das Sekundäre" (vgl. auch Tischler 1908, p. 138).

Aber das scheint mir nicht ohne weiteres einleuchtend oder selbstverständlich zu sein. Der Grund, der die zitierten Autoren zu dieser Ansicht veranlaßt hat, ist natürlich in erster Linie der Umstand, daß bei vielen apogamen oder parthenogenetischen Pflanzen eben tatsächlich der Pollen verbildet ist. Wenn nun aber wirklich direkte kausale Beziehungen zwischen der Pollenobliteration und dem Sicheinstellen der Apogamie oder Parthenogenesis bestehen sollen, dann müßte man doch annehmen, daß die beiden Erscheinungen wenigstens insofern immer miteinander verbunden sein sollten, als Parthenogenesis stets mit Pollenverbildung verknüpft sein müßte. Das ist nun aber durchaus nicht der Fall. *Thalictrum purpurascens* hat durchaus normalen Pollen, *Hieracium aurantiacum* ebenfalls, wie aus einigen von Correns (1905, p. 249) angeführten Bastardierungsversuchen Mendel's hervorgeht; auch bei *Taraxacum* verläuft nach Juel (1905) die Pollenentwicklung ganz normal, und der Pollen ist wohl auch fähig, eine wirksame Befruchtung auszuführen, da innerhalb der Gattung *Taraxacum* nach Handel-Mazetti (1907) Bastarde vorkommen. Und da bei allen diesen Pflanzen reichlicher Insektenbesuch stattfindet und auch Selbstbestäubung bei *Hieracium* und *Taraxacum* nicht ausgeschlossen wäre, so kann in diesen Fällen jedenfalls nicht die fehlende Befruchtungsmöglichkeit Ursache für die Einführung der Parthenogenesis gewesen sein. Dadurch wird aber gewiß die Hypothese nicht wahrscheinlicher, daß sie es in den anderen Fällen doch ist.

Freilich darf man nun auch nicht etwa umgekehrt behaupten, der Pollen habe sich seinerseits, weil überflüssig geworden, verbildet, und wir werden Tischler darin recht geben, daß er sich dagegen wendet. Allerdings ist meines Wissens diese Annahme von Niemandem vertreten worden; ich selbst habe vielmehr schon 1906, p. 259 vor ihr gewarnt, und es als von vornherein wahrscheinlich bezeichnet, daß „derselbe Komplex von Ursachen, der die parthenogenetische Entwicklung der Eizelle resp. das Unterbleiben der Reduktionsteilung in der Makrospore veranlaßte, auch für das Rudimentärwerden der Mikrosporen maßgebend war". Denn es wären noch besondere Hilfshypothesen nötig, um zu erklären, warum sich die abnorme Entwicklung der Keimzellen nur auf die Mikrosporen oder die Makrosporen

Digitized by Google

allein beschränkte. Wissen wir doch, daß bei Bastarden, bei denen ja sehr häufig die Entwicklung der Geschlechtszellen unnormal verläuft, nicht nur die Mikrosporen-, sondern auch die Makrosporenentwicklung davon betroffen wird. Zwar häufig in geringerem Maße (Focke 1881, p. 478), aber doch immer merkbar und gelegentlich sogar stärker als die der Pollenzellen (Focke l. c., p. 480). Und neuerdings hat Tischler selbst (1903; 1906) nachgewiesen, daß Embryosackobliterationen bei Bastardpflanzen durchaus nichts Seltenes sind. Wenn also hier die Unregelmäßigkeiten bei der Bildung der Keimzellen nicht lediglich auf die Mikrosporenentwicklung beschränkt blieben, so erhebt sich für die Verfechter der Ansicht, die Pollenverbildung als Primäres habe Apogamie oder Parthenogenesis als Aushilfe zur Folge gehabt, die Frage, warum denn nicht auch hier die Makrosporenentwicklung in Mitleidenschaft gezogen wurde.

Tischler (1907, p. 383) meint, für die Ansicht, daß sich die Apogamie als Aushilfe auf die Sterilität des Pollens eingestellt habe, spräche auch „die Unsicherheit in der „Wahl des Weges" bei den Farnen (Farmer und Miss Digby) und Hieracien (Rosenberg), wo neben Apogamie auch Aposporie, vielleicht sogar Parthenogenese ausgelöst wird".

Eine nähere Begründung, inwiefern die angebliche Unsicherheit in der Wahl des Weges solche Schlüsse zulasse, gibt er indessen auch in seiner ausführlichen Arbeit (Tischler 1908, p. 138) nicht. Jedenfalls scheint mir der Hinweis auf die Farne deswegen wenig glücklich zu sein, als gerade bei ihnen häufig die Spermatozoenbildung durchaus normal, die Archegonienentwicklung aber abnorm verläuft, gerade bei apogamen Formen. In diesem Zusammenhange anführen könnte man sie doch aber nur, wenn auch bei ihnen die Entwicklung der männlichen Keimzellen mehr gestört wäre, als die der weiblichen, so daß man auch hier in der Apogamie eine Aushilfe auf die fehlende Befruchtungsmöglichkeit sehen könnte. Warum aber gerade die „Unsicherheit in der Wahl des Weges" für die Richtigkeit der Ansicht sprechen soll, daß die Pollenverbildung als Primäres die Apogamie zur Folge gehabt habe, ist mir nicht recht verständlich. Selbst wenn man einmal zugeben wollte, daß bei den Farnen die abnorme Ausbildung der Spermatozoen das Primäre war, so kann doch gerade daraus, daß „zur Aushilfe" sich entweder Apogamie oder Parthenogenesis oder Aposporie einstellten, der Schluß gezogen werden, daß zwischen keiner dieser drei Erscheinungen und der Spermatozoenverbildung eine notwendige kausale Beziehung bestehen kann.

Aus alledem scheint mir hervorzugehen, daß für die Annahme, eine durch irgendwelche unbekannten Faktoren veranlaßte Sterilität der männlichen Keimzellen sei dasjenige Moment, das im Verlauf der

Digitized by Google

Phylogenese zur Einführung von Apogamie oder Parthenogenesis geführt habe, bisher keinerlei positiven Anhaltspunkte vorliegen. —

Nach dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse können wir also über die Faktoren, die phylogenetisch die Einführung der habituellen Parthenogenesis oder Apogamie bewirkt haben, ebensowenig etwas Sicheres aussagen als über die Natur der Reizvorgänge, die jeweils im Verlauf der Ontogenese sie auslösen. Die ganze Frage wird dadurch noch komplizierter, daß es ja eigentlich zwei Vorgänge sind, die bei somatischer Parthenogenesis zu erklären sind; das Unterbleiben der Reduktionsteilung und die spontane Entwicklung des Eies. Für die Strasburger'sche Ansicht fällt diese Komplikation allerdings weg, da nach ihr die Entwicklung des Eies ja darin ihre Erklärung findet, daß es diploidchromosomig ist. Und da der Besitz der diploiden Chromosomenzahl für das Ei die notwendige Folge des Unterbleibens der Reduktionsteilung ist, so ist also nur zu erklären, warum und auf Grund welcher Reize diese nicht stattfindet. Nach unserer Ansicht dagegen ist das Ei lediglich auf Grund der unreducierten Chromosomenzahl noch nicht entwicklungsfähig, es bedarf daher einer besonderen Erklärung, warum es das wird. Doch ist selbstverständlich auch nach dieser Ansicht es sehr gut denkbar, daß auch über die Entwicklungsfähigkeit des Eies schon zu der Zeit entschieden wird, in der das Unterbleiben der Reduktionsteilung bestimmt wird. Irgendwelche Anhaltspunkte zur Entscheidung dieser Frage fehlen uns vorderhand völlig. Es wäre dabei sehr gut denkbar, daß das Ei unbeschadet seiner spontanen Entwicklungsfähigkeit befruchtungsfähig bliebe, wie das ja z. B. bei dem Ei der Honigbiene vielleicht tatsächlich der Fall ist.

Vielleicht ließen sich für die Beantwortung aller dieser Fragen Anhaltspunkte finden, wenn man etwa versuchte, bei Pflanzen, die wie *Thalictrum purpurascens* und manche Hieracien parthenogenetische und bestäubungsbedürftige Blüten nebeneinander besitzen, die Bedingungen festzustellen, unter denen sie entweder ausschließlich parthenogenetisch oder ausschließlich amphimiktisch sind. Solche Versuche liegen bisher nicht vor. Versuche, nach ähnlichen Methoden wie bei Tieren experimentell auch bei höheren Pflanzen Parthenogenesis zu erzielen, sind zwar verschiedentlich unternommen worden, z. B. von Overton (1902), haben aber bisher immer negative Ergebnisse gehabt. Aber auch wenn sie positive Ergebnisse gezeitigt hätten, ist es sehr fraglich, ob diese viel Wert für die Beantwortung der Frage nach der Ursache der habituellen Parthenogenesis gehabt hätten. Denn offenbar können die Ursachen sehr mannigfache und von Fall zu Fall verschiedene sein. Aus diesem Grunde sind auch die Kenntnisse, die wir von der Ursache der fakultativen Parthenogenesis haben, nicht unmittelbar zur Erklärung der habituellen verwendbar.

Digitized by Google

Unter fakultativer Parthenogenesis wollen wir diejenige Form der Parthenogenesis verstehen, die nur dann zustande kommt, wenn ein ganz bestimmter nachweisbarer Außenreiz sie auslöst. Bleibt der Außenreiz aus, so geht das unbefruchtete Ei der hierhergehörigen Pflanzen zugrunde, ohne sich zum Embryo zu entwickeln.

Zu erwähnen wäre hier an erster Stelle *Ficus hirta* (vgl. p. 43) bei der ja freilich die Parthenogenesis noch nicht mit völliger Sicherheit nachgewiesen, aber ihr Bestehen doch durch die Untersuchungen von Treub (1902) sehr wahrscheinlich gemacht worden ist. So viel ist jedenfalls sicher, daß die Ausbildung embryonenhaltiger Samen nur in solchen Rezeptakeln erfolgt, in die die Blastophaga eingedrungen ist. Es liegt nahe, daraus zu schließen, daß hier durch den Einstich des Inquilinen der Reiz gegeben sei, der die parthenogenetische Entwicklung der Eizelle auslöse. Treub neigt auch zu dieser Annahme, die durch die allbekannte morphogene Wirkung des Stiches und der Eiablage der gallbildenden Insekten gestützt wird. Aber zwingend ist sie nicht, da Eisen (1896) durch besondere Bestäubungsversuche dargetan hat, daß wenigstens bei der Smyrnafeige die Reife der Rezeptakeln nicht vom Stiche des bestäubenden Insektes, sondern von der Bestäubung als solcher abhängt, da künstliche Übertragung des Pollens mittels eines Gänsekieles denselben Effekt auf die Ausbildung der Frucht ausübte wie die Kaprifikation. Auch stellte er durch Bastardierungsversuche fest, daß bei *Ficus carica* eine durch die Bestäubung oder den Insektenstich ausgelöste Parthenogenesis nicht vorliegt. Nun sind zwar selbstverständlich diese Ergebnisse nicht ohne weiteres auf *Ficus hirta* übertragbar, immerhin weisen sie darauf hin, daß der Schluß auf eine parthenogenesiserregende Wirkung des Blastophagastiches nicht zwingend ist, sondern daß ebensogut die ja nicht zu bezweifelnde Apomixis durch die Bestäubung als solche ausgelöst sein kann, zumal Treub ausdrücklich konstatiert hat, daß eine solche stattfindet, und daß die Pollenkörner auch keimen und in das Gewebe der weiblichen Blüte eindringen, wenn es auch nicht zur Befruchtung selbst kommt.

Die Möglichkeit einer solchen Auslösung der Parthenogenesis durch die Bestäubung ist nicht von der Hand zu weisen. Wissen wir doch, daß die propagative Adventivembryobildung außer bei *Caelebogyne ilicifolia* auch bei *Opuntia* und *Euphorbia dulcis* durch die Bestäubung ausgelöst wird derart, daß sie eben unterbleibt, wenn die Blüte nicht bestäubt wird. Das wurde von Strasburger (1878, p. 662) durch Kastrierversuche bei *Nothoscordum fragrans* zuerst nachgewiesen; es trifft auch für *Funkia ovata*, *Allium odorum* und andere polyembryonate Pflanzen zu. Nun wird allerdings in der Mehrzahl der hier anzuführenden Fälle die Eizelle befruchtet, und es muß daher vorerst unentschieden bleiben, ob die Entwicklungsanregung für die

Digitized by Google

betreffenden Nucelluszellen vom Pollenschlauch oder vom befruchteten — sich aber übrigens gewöhnlich nicht zum Embryo entwickelnden — Ei ausgeht. Um so bemerkenswerter ist es, daß bei *Opuntia vulgaris* nach Ganong (1898, p. 224) zur Entstehung der Adventivembryonen die Befruchtung der Eizelle nicht nötig ist, wohl aber die Bestäubung. Der Pollenschlauch tritt auch nach den Beobachtungen Ganong's stets in den Embryosack ein, doch geht aus seinen Angaben nicht hervor, ob nicht auch schon das Eindringen des Pollenschlauches in das Narbengewebe genügt. Jedenfalls aber zeigt das Verhalten der *Opuntia vulgaris*, daß durch die Bestäubung als solche ein Reiz gegeben sein kann, der die Entstehung von Adventivembryonen zur Folge haben kann, und das mag wohl der Ansicht als Stütze dienen, daß auch unter Umständen Parthenogenesis durch die Bestäubung ausgelöst werden kann. Für *Ficus hirta* wäre das durch die früher (vgl. p. 44) angedeuteten Experimente wohl zu entscheiden.

Die Annahme, daß durch die Bestäubung, ohne daß eine eigentliche Befruchtung stattfände, eine parthenogenetische Entwicklung der Eizelle angeregt würde, ist, worauf schon bei der Besprechung der noch unsicheren Fälle von Parthenogenesis wiederholt hingewiesen wurde, vor allem zur Erklärung des eigentümlichen Verhaltens der faux hybrides herangezogen worden. Und in der Tat, wenn verschiedene Rassen von *Vitis vinifera* mit Pollen von *Ampelopsis hederacea* bestäubt in der Generation F1 durchaus reine *Vitis vinifera*-Nachkommen der mütterlichen Rasse ergeben, oder wenn *Zygopetalum Mackayi* nach der Bestäubung mit dem Pollen der verschiedensten Arten von sechs anderen Orchideengattungen immer wieder reine *Zygopetalum Mackayi*-Brut liefert, so ist eine der für dieses auffällige Verhalten möglichen Erklärungsarten sicherlich in der Annahme gegeben, daß infolge der Bestäubung, etwa unter dem Einflusse eines in dem Pollenschlauche enthaltenen Wuchsenzyms, Parthenogenesis im Vitis- oder Zygopetalum-Ei ausgelöst wird. Und wenigstens für *Zygopetalum Mackayi* ist ja durch den früher (p. 40) zitierten Versuch von McWilliam erwiesen, daß eine zweite Erklärungsmöglichkeit, wonach es sich um echte Bastarde handeln würde, bei denen sämtliche mütterlichen Charaktere dominierten, ausgeschlossen ist, da die dann zu erwartende Spaltung in der Generation F2 ausblieb.

Nun bleibt freilich neben den erwähnten Erklärungsmöglichkeiten noch eine dritte übrig, die durch die interessanten und wichtigen Versuche von Godlewski (1906) über Kreuzungen zwischen Echiniden und Crinoiden nahe gelegt wird. Dieser Forscher fand bekanntlich, daß die Eier mehrerer Echinidenarten, mit dem Sperma des Crinoiden *Antedon rosacea* befruchtet, sich zu Bastardlarven mit ausschließlich mütterlichen Charakteren entwickelten, eine Beobachtung, die, wie man sieht, ein völliges Analogon etwa zu dem Verhalten

Digitized by Google

von *Zygopetalum Mackayi* darstellt. Nun konnte aber Godlewski bei seinen Objekten ausdrücklich feststellen, daß eine regelrechte Verschmelzung des Antedon-Spermakerns mit dem Echiniden-Eikern vor sich geht, und daß sich auch das Chromatin des männlichen Kernes an der Bildung der Furchungskerne beteiligt. Hier kann man also nicht gut von einer Auslösung parthenogenetischer Entwicklung durch die Einwirkung des Spermatozoons sprechen, sondern muß den Vorgang offenbar auffassen als eine normale Befruchtung, bei der aber die männlichen Erbträger nicht imstande sind, in dem fremden Cytoplasmamedium ihre Eigenschaften zur Geltung zu bringen.

Eine ganz entsprechende Erklärung läßt sich natürlich auch für die pflanzlichen faux hybrides aufstellen. Entschieden werden kann es selbstverständlich nur durch die zytologische Untersuchung. Für die Annahme, daß die faux hybrides in der Tat einen Analogiefall zu den Godlewski'schen Echinid-Crinoid-Bastarden darstellen, scheint mir der Umstand zu sprechen, daß bei *Fragaria* faux hybrides bekannt sind, die nach Millardet (1894) und Solms (1907) rein dem Vater und nicht der Mutter gleichen. Bei ihnen kann natürlich keine Parthenogenesis der Eizelle vorliegen, sondern es muß unbedingt angenommen werden, daß geformte Elemente aus dem Pollenschlauch in das Ei eindringen; wahrscheinlich geht die Befruchtung regelrecht vor sich, nur sind es hier die weiblichen Erbträger, die ihre Eigenschaften nicht zur Geltung bringen können. Immerhin ist damit natürlich nicht ausgeschlossen, daß in denjenigen Fällen, wo die Nachkommenschaft der Mutter gleicht, die Entwicklung der Eizelle auf einer durch die Bestäubung ausgelösten Parthenogenesis beruht. Diese Möglichkeit bleibt also bis auf weiteres offen. (Vgl. auch Tischler 1908, p. 109 Anm. 1.)

So haben wir, wie die Dinge jetzt liegen, wenigstens bis zu einem gewissen Grade einen Einblick in die die Parthenogenesis bedingenden Faktoren nur für die verhältnismäßig seltenen Fälle von experimenteller Parthenogenesis. Doch muß von vornherein bemerkt werden, daß uns eine Einsicht in die Mechanik des Vorganges in allen Fällen noch vollkommen fehlt, und daß es auch nicht zulässig ist, zu schließen, daß auch bei der habituellen Parthenogenesis dieselben oder ähnliche Faktoren für die Auslösung der Eientwicklung in Betracht kämen.

Vor allen Dingen haben wir es hier mit den wichtigen Versuchen von Klebs (1896) über die experimentelle Parthenogenesis bei Algen zu tun, für deren richtige Würdigung zu beachten ist, daß sie schon längst abgeschlossen vorlagen, als Loeb und Andere ihre bekannten Versuche über experimentelle Parthenogenesis bei Tieren anstellten. Es ist sehr wohl möglich, daß eine ausgedehnte und kritische Weiter-

Digitized by Google

führung der Klebs'schen Versuche noch manche für das Problem der Befruchtung und Parthenogenesis fundamental wichtige Tatsache aufdecken wird, und es wäre daher sehr erwünscht, wenn sie unter genauer Berücksichtigung der Gesichtspunkte, die inzwischen die zoologische Parthenogenesis-Forschung ergeben haben, wieder aufgenommen würden. Dabei wäre wohl zunächst die intensive Durcharbeitung eines Falles wichtiger als die Ausdehnung auf möglichst viele Formen.

Von den Faktoren, die unter Umständen bei Algen parthenogenesiserregend wirken können, ist zunächst die Temperatur zu nennen. Klebs fand (1896, p. 209 ff.), daß die Kopulation der Schwärmer von *Protosiphon* ziemlich unabhängig von der Temperatur vor sich geht, falls diese sich zwischen etwa 0 und 23 Grad bewegt. Läßt man aber auf die Schwärmer in ihrem letzten Bildungsstadium eine konstante Temperatur von 25—27 Grad einwirken, so verlieren sie ihre Kopulationsfähigkeit, gehen nun aber nicht zugrunde, sondern werden zu Parthenosporen, aus denen sich neue Pflänzchen entwickeln können. Wichtig dabei ist, daß diese Wirkung der Temperatur nur dann deutlich zur Geltung kommt, wenn man Zellen zu dem Versuche verwendet, die gerade mit den letzten Stadien der Gametenbildung beschäftigt sind: „der bloße Aufenthalt der Zellen bei einer Temperatur von 29—40° übt auf die später bei niederer Temperatur entstehenden Schwärmer keine Nachwirkung aus".

In diesem Zusammenhange ist bemerkenswert, daß nach Klebs (1896, p. 114, p. 127 ff.) bei *Vaucheria* höhere Temperatur die Oogonienanlagen veranlaßt, zu vegetativen Fäden auszusprossen, ein Vorgang, der natürlich nicht als Parthenogenesis zu deuten, sondern einfach als ein Wiedervegetativwerden aufzufassen ist.

Die Angaben von Nathansohn (1900), daß auch bei manchen Marsilia-Arten Temperaturerhöhung die unbefruchteten Eier zu parthenogenetischer Entwicklung veranlassen könne, hat sich, wie bereits früher erwähnt wurde, bei der Nachuntersuchung durch Strasburger (1907) nicht bestätigt. Doch konnte auch Straßburger einen gewissen entwicklungsfördernden Einfluß der Tempeperaturerhöhung feststellen, wie aus der folgenden Angabe (1907, p. 137) hervorgeht: „Bevor das unbefruchtete Ei der *Marsilia Drummondii*, trotz seiner Doppelzahl von Chromosomen, sich entschließt, in die apogamische Entwicklung einzutreten, ist, allem Anschein nach, ein gewisser Widerstand zu überwinden. Zum mindesten boten Makrosporen, die zu einer Zeit fixiert worden waren, die den Beginn der Keimentwicklung erwarten ließ, stets zahlreiche noch ruhende Eier dem Beobachter dar. Es hatte eben an jener Anregung zur Keimentwicklung gefehlt, die sonst von der Befruchtung ausgeht. Diese Anregung kann aber durch Steigerung der Temperatur des um-

Digitized by Google

gebenden Wassers innerhalb bestimmter Grenzen geschaffen werden, und die Zahl der sich apogamisch weiter entwickelnden Eier erhöhen."

Hier bleibt es freilich vorerst noch zweifelhaft, ob eine spezifische Wirkung der Temperatur auf die diploide Eizelle der *Marsilia* vorliegt, oder ob nicht vielmehr die angewandte höhere Temperatur einfach dem Temperatur-Optimum entsprach. Es ist ohne weiteres klar, daß sich, wenn der ganze Entwicklungsproceß sich unter optimalen Temperaturbedingungen vollzieht, mehr Eier entwickeln werden, als wenn das nicht der Fall ist, und das würde auch für die befruchteten Eier sexuell gebliebener Arten gelten.

Wie in allen diesen Fällen die Temperaturerhöhung wirkt, ist noch völlig unaufgeklärt.

Der zweite und wichtigere Faktor, durch den es Klebs gelang, bei manchen Algen experimentell Parthenogenesis zu inducieren, sind Änderungen in der physikalisch-chemischen Konstitution des Mediums. Wir können die zahlreichen Versuche, die Klebs mit verschiedenen Formen und verschiedenen Medien in dieser Richtung angestellt hat, hier natürlich nicht im einzelnen anführen, sondern nur einige Fälle als Beispiele herausgreifen (man vgl. auch die Angaben in unserem Kapitel 2).

So verlieren die Gameten von *Protosiphon* die Kopulationsfähigkeit, wenn sie in nährsalzreichen Medien gehalten werden oder in hochprozentigen Rohrzuckerlösungen, können aber unter Umständen durch Übergang aus Nährlösung in Wasser wieder geschlechtlich gemacht werden. Auch die früher geschilderte experimentelle Parthenogenesis von *Spirogyra* wurde vor allem hervorgerufen durch Nährsalz- oder Rohrzuckerlösungen von bestimmter Konzentration. Und Ähnliches gilt auch für *Chlamydomonas media*.

Auch hier wieder ist noch unbekannt, wie die Änderungen im Medium wirken; doch dürfte er sich durch kritische Versuche wenigstens mit einiger Sicherheit entscheiden lassen, ob in erster Linie chemische, oder ob physikalische Reize maßgebend sind. Beides wäre denkbar. Klebs (1896, p. 218) meint (für *Protosiphon*), „daß der Eintritt der Salze in den Plasmakörper des Schwärmers ihm die Kopulationsfähigkeit raubt, der Austritt sie ihm wieder verleiht. Die Salze werden in erster Linie durch ihre chemische Eigenschaft, in zweiter durch ihre wasserentziehende Kraft hemmen". Die Ergebnisse der zoologischen Parthenogenesis-Forschung lassen nun allerdings vermuten, daß auch bei der pflanzlichen experimentellen Parthenogenesis der osmotische Reiz weit wichtiger ist als der chemische. Doch das läßt sich nur durch Versuche entscheiden. Die Frage bleibt freilich auch dann noch unbeantwortet, — ebenso wie das ja

Digitized by Google

auch bei der tierischen experimentellen Parthenogenesis der Fall ist — inwiefern osmotische Druckschwankungen im umgebenden Medium entwicklungserregend wirken können.

Neuntes Kapitel.

Biologische Bedeutung der Parthenogenesis und Apogamie.

Die biologische Bedeutung der Parthenogenesis und Apogamie wird man natürlich vor allem darin finden müssen, daß beide Apomixis-Arten es den mit ihnen ausgestatteten Pflanzen ermöglichen, sich hinsichtlich reichlicher Samenproduktion unabhängig von denjenigen äußeren Faktoren zu machen, auf die bestäubungsbedürftige Pflanzen angewiesen sind. Selbst in Jahren also, in denen zur Blütezeit Insektenmangel oder naßkalte Witterung oder ähnliche die Bestäubung erschwerende Umstände herrschen, wird die apomiktische Samenproduktion so reichlich als sonst stattfinden müssen oder (wenigstens theoretisch) können. Für diöcische Pflanzen kommt als weiterer Vorteil in biologischer Hinsicht dazu, daß weibliche Stöcke, falls sie parthenogenetisch oder apogam sind, auch an Lokalitäten fruchten können, wo männliche Individuen völlig fehlen oder wenigstens sehr selten sind.

Zweifellos liegt hierin ein gewisser Vorteil für die parthenogenetischen und apogamen Gewächse gegenüber den befruchtungsbedürftigen, ein Vorteil, den sie übrigens mit den propagativ-apomiktischen Pflanzen teilen, die sich durch Ausläufer, Adventivembryobildung usw. vermehren. Freilich haben sie sich die Sicherung der Samenproduktion zu erkaufen durch den Verzicht auf die Vorteile, die mit der Amphimixis verknüpft sind. Das dieser Verzicht aber jedenfalls für einen erheblichen Zeitraum den Fortbestand der Art nicht gefährdet, das zeigt die große Verbreitung in so ungeheurer Individuenzahl z. B. des parthenogenetischen *Taraxacum officinale*. Andererseits ergibt ein Vergleich der Verbreitung und des Individuenreichtums z. B. der parthenogenetischen und der sexuell gebliebenen Hieracien, daß der mit der Befähigung zu apomiktischer Samenbildung gegebene Vorteil nicht so groß ist, den ihn genießenden Pflanzen unbedingt die völlige Verdrängung verwandter befruchtungsbedürftiger Arten zu ermöglichen, wenn man auch geneigt sein wird, die außerordentliche Verbreitung des *Taraxacum officinale* zum großen Teile mit auf Rechnung der unbedingten Sicherheit zu schreiben, mit der

Digitized by Google

es vermöge seiner Parthenogenesis alljährlich seine zahlreichen flugkräftigen Früchte zur Reife bringt.

Pflanzen wie der Löwenzahn geben uns auch Anhaltspunkte für die Beantwortung der Frage, worin der eventuelle Vorteil der Parthenogenesis und Apogamie vor der dritten Art der Apomixis, der Propagation, bestehen kann: darin nämlich, daß die Pflanze nicht auf die Ausnutzung der Verbreitungseinrichtungen zu verzichten braucht, die gerade die Samen resp. die Früchte zu den Hauptverbreitungsorganen stempeln. Wenn so auch nicht geleugnet werden kann, daß mit der Einführung der Parthenogenesis oder Apogamie für die betroffenen Pflanzen ein gewisser Vorteil verbunden war, so darf man diesen doch auch nicht überschätzen. Eine solche Überschätzung liegt aber unseres Erachtens vor, wenn man die Einführung der apomiktischen Samenproduktion überhaupt in Zusammenhang mit den damit verbundenen biologischen Vorteilen bringt, wie das Kirchner, Strasburger u. a. tun.

Grundvoraussetzung dieser Ansicht, die also in Parthenogenesis und Apogamie nur ein Rettungsmittel erblickt, das die Art zur Verhütung der Aussterbegefahr ergreift, ist natürlich, daß durch irgendwelche Vorgänge die Bestäubung erschwert oder ganz unmöglich gemacht ist. Diese Vorgänge können von mancherlei Art sein.

Bei diöcischen Pflanzen könnte z. B. ein Seltenerwerden des männlichen Geschlechtes oder eine dauernde örtliche Trennung beider Geschlechter das Bestäubungshindernis abgeben. Strasburger (1904, p. 158) macht denn auch diese Annahme, wenn er sagt, die Trennung der Geschlechter habe bei *Thalictrum purpurascens* und *Antennaria alpina* „die Bestäubung erschwert, und dadurch ähnliche Bedingungen geschaffen, wie sie in anderen Fällen die Verbildung des Pollens mit sich bringt. Bei *Antennaria alpina* sind die männlichen Individuen so selten geworden, daß dieses dem Fehlen von befruchtungsfähigem Pollen völlig gleichkommt. Bei *Thalictrum purpurascens* konnte J. B. Overton (1902, p. 363 und 1904, p. 274) öfters eine örtliche Trennung der männlichen und weiblichen Individuen feststellen .... Die parthenogenetische Fortpflanzung der *Chara crinita* mag auch durch Diöcie ausgelöst worden sein". Dabei ist selbstverständlich nicht Diöcie an sich gemeint, sondern Diöcie in Verbindung mit erschwerter Bestäubung, wie sie eben mit örtlicher Trennung der Geschlechter oder Verschwinden des männlichen Geschlechtes gegeben ist.

Wir haben schon im vorigen Kapitel (p. 133) darauf hingewiesen, daß die Annahme, Befruchtungserschwerung habe parthenogenesisauslösend gewirkt, eine Reihe von Hilfsannahmen im Gefolge hat, die das Problem nicht vereinfachen. An dieser Stelle sei nun betont, daß auch vom biologischen Standpunkte aus durchaus kein Grund vor-

Digitized by Google

liegt, anzunehmen, das Seltenerwerden des männlichen Geschlechtes als primärer Vorgang habe den Eintritt der apomiktischen Samenbildung als rettenden Ausweg zur Folge gehabt. Denn es ist sehr schwer sich vorzustellen, daß der allmähliche Aussterbeprozeß nur die männlichen Individuen ergriffen haben soll, zumal ja beide Geschlechter in ihren vegetativen Teilen völlig gleich organisiert zu sein pflegen. Viel näher liegt da doch die Annahme, daß das Seltenerwerden und schließliche völlige Verschwinden männlicher Pflanzen einfach darauf beruht, daß eben die parthenogenetisch erzeugten Samen immer bei den betreffenden Gewächsen nur weibliche Individuen ergeben, während die männlichen Stöcke rein auf propagative Vermehrung angewiesen sind. Lange genug fortgesetzt, muß das natürlich zum Überwiegen und endlich zum gänzlichen Aussterben des männlichen Geschlechtes führen. So ist dies die Folge und nicht die Ursache der Parthenogenesis, und der Grund für deren erstes Auftreten bleibt nach wie vor zu erklären. Für die örtliche Geschlechtertrennung bei *Thalictrum purpurascens* gilt, wie ja nach dem Vorausgehenden nicht näher ausgeführt zu werden braucht, das gleiche.

Die Befruchtungserschwerung könnte aber auch daran liegen, und das würde nicht nur für diöcische, sondern auch für monöcische Pflanzen gelten, daß die Bestäubungsvermittler aus irgendeinem Grunde ausblieben oder verschwanden. Diese Annahme ist an sich nicht sehr wahrscheinlich; aber selbst wenn sie für die eine oder andere parthenogenetische Phanerogame zutreffen sollte, so vertrüge sie doch keine Verallgemeinerung, da manche parthenogenetischen Gewächse, wie *Taraxacum officinale* und die Hieracien, gerade zu den von Insekten am reichlichsten besuchten gehören.

Endlich aber könnte die Befruchtungserschwerung auf der Verbildung des Pollens beruhen. Es wurde indessen schon früher gezeigt, daß auch diese Annahme unüberwindlichen Schwierigkeiten begegnet (vgl. p. 136).

Es muß somit die Annahme an sich, daß überhaupt bei den parthenogenetisch gewordenen Pflanzen Bestäubungsschwierigkeiten eintraten, als durchaus unbewiesen und nicht einmal sehr wahrscheinlich bezeichnet werden. Aber selbst wenn wir sie als richtig gelten lassen wollten, so wäre damit doch noch lange nicht die weitere Annahme gerechtfertigt, daß nun diese Befruchtungsschwierigkeiten die Parthenogenesis induciert hätten. Abgesehen von den Gründen, die wir bereits dagegen angeführt haben, wäre hier noch all das anzuführen, was Göbel (1904, p. 780 ff.) gegen die entsprechende Hypothese ins Feld führt, die Bildung kleistogamer Blüten hinge mit dem Mangel an Bestäubungsvermittlern zusammen. Es sei auf die Argumentation Göbel's verwiesen.

Digitized by Google

Zehntes Kapitel.

Die Beziehungen zwischen Parthenogenesis und Polymorphismus.

Vor allem Strasburger hat mehrfach (1904, p. 144; 1907, p. 171; vgl. auch Tischler 1908, p. 136ff.) die auffallende und zweifellos nicht bedeutungslose Tatsache betont, daß Parthenogenesis gerade bei sehr polymorphen Gattungen so verhältnismäßig häufig auftritt. Gehören doch von den wenigen Gattungen, innerhalb deren Parthenogenesis mit Sicherheit nachgewiesen ist, die Mehrzahl zu besonders vielgestaltigen. So *Alchimilla*, *Hieracium*, *Taraxacum*, *Marsilia*, *Athyrium*, *Nephrodium*; auch *Chara crinita* ist von unseren Charen die formenreichste, und auch *Wikstroemia indica* ist (nach brieflicher Mitteilung des Herrn Professors Gilg) „sehr variabel". Man wird Strasburger und Tischler recht geben müssen, wenn sie meinen, daß dieses Zusammentreffen kaum zufällig sein könne. Es entsteht also die Frage, wie es zu verstehen ist.

Strasburger legt sich (l. c.) die Beziehungen zwischen Polymorphismus und Parthenogenesis oder Apogamie so zurecht, daß er annimmt, der Polymorphismus habe eine schließlich bis zur Sterilität gehende Geschlechtsschwächung verursacht, und diese habe dann „mittelbar die Ausbildung der apogamen Fortpflanzung gefördert". Die Sterilität soll dabei nach seiner Annahme nicht unmittelbar durch die Mutation, sondern erst durch die Mutantenkreuzungen veranlaßt werden, eine Ansicht, die Tischler (1908, p. 139) „unnütz scheint, wenn wir sehen, wie z. B. bei manchen Pflanzen, so den pelorischen Linarien sofort mit der Mutation auch die Unfruchtbarkeit sich eingestellt hat". Dabei ist sich übrigens Strasburger (1907, p. 171) bewußt, daß seine Vorstellung keine Verallgemeinerung zuläßt, wie „die Untersuchung der polymorphen Gattungen *Rubus* und *Rosa* lehrte, welche trotz ihrer Vielgestaltigkeit in ihren geschlechtlichen Leistungen keine Störungen erlitten und Apogamie nicht aufwiesen". Der Satz, daß apomiktische Organismen häufig polymorph sind, verträgt also keine Umkehrung in dem Sinne, daß polymorphe Organismen nun auch apogam oder parthenogenetisch sein müßten. Ein Gegenbeweis gegen den vermuteten Zusammenhang zwischen Apogamie und Mutation kann aber nach Tischler (1908, p. 139) hierin nicht erblickt werden, da, wie er festgestellt habe, bei der mutationsverdächtigen *Potentilla Tabernaemontana* eine beginnende Pollensterilität, bei der konstanten *Potentilla rubens* nur guter Pollen vorhanden sei; bei beiden Arten ist übrigens die Befruchtung „noch" normal, „weil die restierenden guten Pollenkörner selbst bei ersterer Art vollauf genügen."

Digitized by Google

Wenn nun auch die Beziehungen zwischen den beiden Apomixis-Arten und dem Polymorphismus nicht geleugnet werden sollen, so muß doch darauf hingewiesen werden, daß die Annahme mehr oder weniger direkter kausaler Beziehungen zwischen den beiden Erscheinungen mit erheblichen Schwierigkeiten zu kämpfen hat.

Zunächst sind unseres Erachtens die Einwände nicht zu leicht zu nehmen, die sich daraus ergeben, daß eben in anderen Fällen sehr ausgesprochener Vielgestaltigkeit sich keine Schwächung der Sexualität und weder Parthenogenesis noch Apogamie als Ersatz eingestellt haben. Zudem aber bleiben die vorher (vgl. p. 134 ff.) erörterten Schwierigkeiten im vollen Umfange bestehen, die der Annahme kausaler Beziehungen zwischen dem Ausfall der Befruchtung und dem Eintritt der Parthenogenesis entgegenstehen. Ehe aber nicht positive Anhaltspunkte für das Bestehen solcher Beziehungen vorliegen, steht natürlich die noch weitergehende Hypothese, wonach Polymorphismus Geschlechtsschwächung und diese Apomixis verursachen sollen, in der Luft.

Unter diesen Umständen liegt es vielleicht näher, die Beziehungen zwischen Mutation und dem Eintritt von Parthenogenesis oder Apogamie einfach darin zu finden, daß bei stark mutierenden Gattungen oder Arten eher als bei durchaus konstanten einmal eine Mutante auftreten konnte, die eben gerade durch die Tendenz zu parthenogenetischer Fortpflanzung charakterisiert ist, oder die so organisiert war, daß bei ihr durch die in ihrem Entstehungsbezirk obwaltenden Außenbedingungen Parthenogenesis induciert wurde. Und da das ausgleichende Moment der Amphimixis bei den apomiktischen Pflanzen ja wegfällt, so können sich eben auch alle durch Mutation entstandenen apomiktischen Einzeltypen konstant erhalten. So erklärt sich ja auch Murbeck (1901, p. 36) „die merkwürdige Konstanz der Alchimillen".

Darin liegt die Annahme, daß parthenogenetisch oder apogam gewordene Pflanzen nicht mehr mutieren oder variieren könnten. Tatsächlich findet auch bei den parthenogenetischen Alchimillen „eine solche Mutation nicht mehr statt, es zeichnen sich vielmehr die vorhandenen Arten durch große Beständigkeit ihrer auch noch so unbedeutenden Merkmale aus" (Strasburger 1905, p. 155, wo auch Beispiele dafür angeführt sind). Doch fügt Strasburger mit Recht hinzu, daß die Mutation durchaus nicht notwendig mit dem Eintritt des Geschlechtsverlustes ihr Ende nehmen müsse, nur könnte sie sich weiterhin nur auf vegetativem Wege, durch Vermittlung von Ausläufern und der apogam erzeugten Samen, äußern.

Hier könnten vergleichende Kulturversuche von Pflanzen, die aus parthenogenetisch entstandenem, und von solchen, die aus sexuell erzeugtem Samen erzogen wurden, und deren Variabilität und even-

Digitized by Google

tuelle Mutation vergleichend beobachtet werden, wichtige und interessante Ergebnisse haben. Vielleicht wären *Thalictrum purpurascens* oder manche Hieracien oder einige der apogamen oder parthenogenetischen Farne ein für solche Versuche geeignetes Material.

Dabei wäre im Sinne unserer Auffassung der Parthenogenesis zu beachten, daß apomiktisch entstandene Samen und Ausläufer in ihrer Bedeutung für die Übertragung der spezifischen und individuellen Merkmale nicht gleichwertig sind, wie Strasburger das will. Wir haben schon früher (vgl. p. 107) kurz darauf hingewiesen, als wir die Tatsache besprachen, daß aus parthenogenetisch entstandenem Samen diöcischer Pflanzen auch männliche Individuen hervorgehen können. Bei rein propagativer Vermehrung wäre das so gut wie ausgeschlossen.

Da also nach unserer Ansicht auch die diploide Eizelle wie die haploide eine Zelle sui generis ist, die keineswegs einer beliebigen Körperzelle gleichwertig ist, so müssen auch die aus ihr sich bildenden neuen Individuen noch mutations- und variationsfähig sein, auch abgesehen von der Möglichkeit der Mutation auf rein vegetativem Wege. Und daß dem so ist oder wenigstens so sein kann, wird dadurch wahrscheinlich, daß ja, wie wenigstens für einige somatisch parthenogenetische Pflanzen nachgewiesen ist (vgl. p. 77, 81, 86), bei der Entwicklung der diploiden Eizelle in ihrem Kerne gerade einige derjenigen Vorgänge noch beibehalten worden sind, die nach einer weit verbreiteten Auffassung maßgebend sind für die Eigenschaften der künftigen Generation. Diese Vorgänge sind die Prophasen der Reduktionsteilung, vor allem die Synapsis und die Diakinese, und sie finden eben ausschließlich bei den Teilungen der Gonotokontenkerne statt, bei keiner der zahllosen sonst im Verlaufe der Ontogenese vor sich gehenden Karyokinesen finden sie sich wieder. Man nimmt nun (vgl. z. B. de Vries 1903b; Strasburger 1905, p. 37ff.) an, daß während dieser Vorgänge zwischen den bis dahin getrennt voneinander durch alle Körperzellen hindurchgegangenen durch die Befruchtung zusammengebrachten väterlichen und mütterlichen Chromosomen ein Austausch von Erbeinheiten stattfindet, wodurch erreicht wird, daß in den Sporenkernen eine große Mannigfaltigkeit der Kombination hinsichtlich des Ursprungs der Pangene oder wie man die Erbeinheiten sonst nennen will, herrschen kann. „Somit ist die Vereinigung der Geschlechtskerne in den Eiern nicht das letzte Wort der Befruchtung“ (Strasburger 1905, p. 38), sondern erst die Verschmelzung der entsprechenden väterlichen und mütterlichen Chromosomen, und die geht eben während der vorbereitenden Stadien der Reduktionsteilung vor sich. Diese sind daher nach der eben skizzierten Anschauung diejenigen Stadien, in denen in erster Linie entschieden wird, welche Eigenschaften von den bei beiden Eltern vorhandenen

Digitized by Google

den Keimzellen für die Gestaltung der künftigen Generation mitgegeben werden.

Es ist nun gewiß beachtenswert, daß bei somatisch parthenogenetischen Gewächsen gerade diese Stadien beibehalten werden (bei *Taraxacum officinale* geht der Embryosackmutterkern ja sogar noch in die Diakinese ein; vgl. p. 86). Das bleibt beachtenswert, auch wenn man die eben entwickelte Ansicht über die Bedeutung der fraglichen Stadien der Reduktionsteilung nicht in allem teilt. Warum der Kern der Makrosporenmutterzelle bei *Taraxacum* und *Alchimilla* — und es ist sehr wahrscheinlich, daß sich das auch für andere somatisch parthenogenetische Pflanzen verallgemeinern läßt — die Prophasen der Reduktionsteilung noch durchmacht, die er doch nicht vollendet, ist nicht recht verständlich, gewinnt aber hohe Bedeutung, wenn man im Sinne der angeführten Anschauung annimmt, daß so auch bei apomiktischen Organismen noch eine Neukombination von Erbeinheiten ermöglicht wird.

Denn es ist klar, daß, wenn die Amphimixis einmal ungezählte Generationen hierdurch ungestört vor sich gegangen ist, daß Keimplasma von einem bestimmten Momente an eine Mannigfaltigkeit in der Zusammensetzung aus Erbeinheiten verschiedener individueller Herkunft aufweisen muß, die nicht mehr zu übertreffen ist, da eben dann jede Einheit einen individuell spezifischen Stammbaum besitzt. Von diesem Momente an aber wird, selbst wenn fürderhin die Amphimixis ausbleibt, doch noch die Möglichkeit vorhanden sein, eine ungeheuer große Anzahl der verschiedensten Erbeinheits-Kombinationen zu schaffen, wofern nur bei der Entstehung der neuen Generation diejenigen Vorgänge nicht ausgeschaltet werden, durch die die Neukombination erfolgt. Und gerade das trifft ja bei denjenigen somatisch parthenogenetischen Pflanzen zu, bei denen der Makrosporenmutterkern noch einen Anlauf zur heterotypischen Teilung nimmt. Vielleicht wird es so verständlich, warum er das überhaupt noch tut.

Selbstverständlich ist dies ein rein hypothetischer Erklärungsversuch, der mit der Richtigkeit der angeführten Ansicht über die Bedeutung von Synapsis und Diakinese für die Neukombinierung der Erbeinheiten steht und fällt.

Wie man sich aber auch zu ihm stellen möge, die Tatsache bleibt bestehen, daß sich in den Kernen der diploiden Eizellen oder in denen ihrer Mutterzellen Vorgänge abspielen, die in allen anderen Kernen nicht vor sich gehen, und die sehr wahrscheinlich für die Vererbung von Bedeutung sind. Auch daraus erhellt wieder, daß die diploide Eizelle nicht ohne weiteres gewöhnlichen Körperzellen vergleichbar ist, auch nicht hinsichtlich der Mutations- und Variationsfähigkeit der aus ihnen hervorgehenden Abkömmlinge.

Tübingen, Botanisches Institut, 6. März 1908.

Digitized by Google

Nachtrag.

Zu p. 17: E. Strasburger [Einiges über Characeen und Amitose. Wiesner-Festschrift, Wien 1908, p. 24—47] fand bei *Chara crinita* dieselbe Chromosomenzahl 18 wie bei der sexuell gebliebenen *Ch. fragilis*; er hält die oogonientragende Generation für die haploide, sieht also die Parthenogenesis der *Ch. crinita* als generative in unserem Sinne an. Auch er nimmt an, daß normal die Reduktionsteilung beim ersten Teilungsschritt der Characeenzygote sich vollzieht. Wenn er freilich (l. c., p. 39) meint, daß daher die Parthenogenesis bei *Chara crinita* „auf nicht allzu große Schwierigkeiten stoßen wird", denn „es braucht nur die Reduktionsteilung bei der Keimung der Azygote ausgeschaltet zu werden, für die auszubildende haploide Generation wäre ja die erforderliche Zahl von Chromosomen da", — so ist demgegenüber an unsere Erörterungen auf p. 117 zu erinnern und überdies zu fragen, warum denn, wenn der Eintritt der Parthenogenesis bei *Chara* wirklich so verhältnismäßig leicht war, er doch nur bei der einen Art *crinita* erfolgt ist.

Zu p. 30: An *Humaria granulata* scheint sich [nach E. T. Welsford, Fertilisation in *Ascobolus furfuraceus* Pers. (New Phytologist, Bd. 6, 1907, p. 156—161; ref. im Botan. Centralbl., Bd. 107, 1908, p. 322)] *Ascobolus furfuraceus* insofern unmittelbar anzuschließen, als bei ihm ebenfalls keine Antheridien mehr entstehen und im Ascogon parthenomiktische Kernverschmelzungen stattfinden.

Zu p. 35: Die Parthenokarpie von *Cycas revoluta* L. wurde von A. Usteri [Parthenocarpia do *Cycas revoluta* L. (Rev. da Soc. scien. de Sao Paulo, 1906, p. 177—179; ref. in Just's Jahresber., Bd. 34, 2. Abt., p. 75)] cytologisch untersucht mit dem Ergebnis, daß das unbefruchtete Ei sich dabei einige Male teilen kann, ohne daß es aber zur Entwicklung eines Embryos käme. Es lägen also Anfänge zu einer — wohl zweifellos generativen — Parthenogenesis vor.

Zu p. 111 ff.: In einer sehr wichtigen Arbeit berichten J. u. W. Docters van Leeuwen-Reijnvaan [Über eine zweifache Reduktion bei der Bildung der Geschlechtszellen und darauf folgende Befruchtung mittels zwei Spermatozoiden und über die Individualität der Chromosomen bei einigen Polytrichumarten. (Rec. d. Trav. botan. Néerlandais, Bd. 4, 1907, p. 1—44)], daß bei *Polytrichum* der Sporophyt 12, der Gametophyt 6 und die reifen Keimzellen 3 Chromosomen haben. Sowohl bei der Keimzell-, wie bei der Sporenbildung tritt also je eine Reduktion der Chromosomenzahl auf die Hälfte ein. Vor

Digitized by Google

der Befruchtung wird die Chromosomenzahl des Eies dadurch wieder auf 6 erhöht, daß sein Kern mit dem der Bauchkanalzelle verschmilzt, und das nun 6-chromosomige Ei wird durch zwei je 3-chromosomige Spermatozoen befruchtet, wodurch die Chromosomenzahl 12 des Sporogons wieder hergestellt wird.

Da wir hier zweifellos drei als die haploide Chromosomenzahl betrachten, den Gametophyten also als diploide und den Sporophyten als tetraploide Generation ansehen müssen, so beweist diese merkwürdige Entdeckung, falls sie sich bestätigt, direkt die Befruchtungsfähigkeit der diploiden Eizelle. Überdies ist sie ein Hinweis darauf, daß in der Tat mehrfache Verdoppelungen der Chromosomen bestehen, wie wir sie ähnlich p. 119 supponiert haben.

Literaturverzeichnis.

Arbeiten, die ich nicht im Original einsehen konnte, sind mit einem Stern gekennzeichnet.

1) ***Allen, Ch. E.*** (1905), Die Keimung der Zygote bei Coleochaete. Ber. d. deutschen botan. Gesellsch., Bd. 23, 1905, p. 285—292.

2) ***Andersson, G.,*** och ***Hesselman, H.*** (1900), Bidrag til kännedomom Spetsbergens och Beeren Eilands kärlväxtflora. Bih. till Svensk Vet.-Akad. Handl., Bd. 26 Afd. 3 Nr. I. 1900.

3) ***Arcangeli, G.*** (1876), Sulla Pilularia e la Salvinia. Nuovo giorn. botan. ital., Bd. 8. 1876.

4) ***Bainier, G.*** (1883), Sur les zygospores des Mucorinées. Ann. d. sciences natur., 6. sér., Botan., T. 15, 1883, p. 342—356.

5) ***Bary, A. de*** (1878), Über apogame Farne und die Erscheinung der Apogamie im Allgemeinen. Botan. Zeitung, Bd. 36, 1878, p. 449.

6) — (1884), Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bakterien. Leipzig 1884.

7) ***Baur, E.*** (1901), Die Anlage und Entwickelung einiger Flechtenapothecien. Flora, Bd. 88, 1901, p. 319—332.

8) — (1904), Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der Flechtenapothecien. I. Botan. Zeitung, Bd. 62, 1904, 1. Abt., p. 21—44.

*9) ***Beck von Managetta, G.*** (1901), Neue Beobachtungen über Parthenogenesis im Pflanzenreiche. Lotos, N. F., Bd. 21, 1901, p. 151—153.

10) ***Berthold, G.*** (1881), Die geschlechtliche Fortpflanzung der eigentlichen Phaeosporeen. Mitteil. d. zool. Station zu Neapel, Bd. 2, 1881, p. 401—412.

11) ***Bitter, G.*** (1904), Parthenogenesis und Variabilität der Bryonia dioica. Abhandl. d. Naturwiss. Vereins Bremen, Bd. 18, 1904, p. 99—107.

12) ***Blackman, V. H.*** (1904), On the fertilizatiou, alternation of generations and general cytology of the Uredineae. Ann. of Botany, Bd. 18, 1904, p. 323—374.

Digitized by Google

13) ***Blackman, V. H.,*** and ***Fraser, H. I. C.*** (1905), On the Sexuality and Development of the Ascocarp of Humaria granulata Quél. Proc. of the Royal Soc. London, Ser. B. Bd. 77, 1905/6, p. 354—368.

14) ***Bonavia, E.*** (1890), Fertilization without pollen. Gard. Chronicle, 3. ser., Bd. 8, 1890, p. 295.

15) ***Boveri, Th.*** (1889), Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. zu München, Bd. 5, 1889, p. 73.

16) ***Braun, A.*** (1857), Über Parthenogenesis bei Pflanzen. Abhandl. d. kgl. Akad. d. Wissensch. zu Berlin, Phys. Kl., 1856, p. 311—376.

17) — (1860), Über Polyembryonie und Keimung von Caelebogyne. Ebenda, 1859, p. 109—263.

18) ***Brizi, U.*** (1892), Appunti di teratologia briologica. Annuario del Ist. botan. di Roma. Bd. 5, 1892, p. 53—57.

19) ***Buysman, M.*** (1892), Morus nigra. Gartenflora, Bd. 41, 1892, p. 529.

20) ***Campbell, D. H.*** (1905), Studies on Araceae. III. Ann. of Botany, Bd. 14, 1905, p. 329—345.

21) ***Candolle, A. de*** (1905), La parthénogenèse chez les plantes d'après les travaux récents. Arch. d. Sciences phys. et natur., 4. pér., T. 19, 1905, p. 259—272.

22) ***Carrière, E. A.*** (1881), Fructification du Pandanus furcatus. Rev. horticole, T. 53, 1881, p. 174—176.

23) ***Cavara, F.*** (1898), Ricerche sullo sviluppo del frutto della Thea chinensis Sims. Boll. della Soc. botan. ital. 1898, p. 238—241.

24) ***Chamberlain, Ch. J.*** (1897), Contribution to the life history of Salix. Botan. Gazette, Bd. 23, 1897, p. 147—179.

25) — (1905), Alternation of generations in animals from a botanical standpoint. Ebenda, Bd. 39, 1905, p. 137—144.

26) ***Chauveaud, G.*** (1892), Sur la fécondation dans les cas de polyembryonie. Reproduction chez le Dompte-venin. Paris 1892.

27) ***Chodat, R.,*** et ***Bernard, C.*** (1900), Sur le sac embryonnaire de l'Helosis guyanensis. Journ. de Botanique, T. 14, 1900, p. 72.

28) ***Cienkowski, L.*** (1876), Über die Morphologie der Ulotricheen. Bull. de l'Acad. des sciences de St. Pétersbourg, Bd. 21, 1876, p. 529.

29) ***Claußen, P.*** (1906), Über neuere Arbeiten zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., Bd. 24, 1906, p. (11)—(38).

30) — (1907), Zur Kenntnis der Kernverhältnisse von Pyronema confluens. V. M. Ebenda, Bd. 25, 1907, p. 586—590.

*31) ***Cook, A. J.*** (1895), Parthenogenesis among plants. Rural Californian, Bd. 18, 1895, p. 237—238.

32) ***Correns, C.*** (1899), Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge. Jena 1899.

33) — (1905), Gregor Mendel's Briefe an Carl Naegeli. Abhandl. d. math.-phys. Klasse d. kgl. sächs. Gesellsch. d. Wissensch., Bd. 29, 1905, p. 189—265.

34) — (1907), Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes nach neuen Versuchen mit höheren Pflanzen. Berlin 1907.

*35) ***Coulter, J. M.*** (1902), Parthenogenesis in seed plants. Science, N. S., Bd. 15, 1902, p. 462—463.

36) — and ***Chamberlain, C. J.*** (1904), Morphology of Angiosperms. London 1904.

37) ***Cunningham, D. D.*** (1888), On the phenomena of fertilization in Ficus Roxburghii Wall. Ann. of the Roy. Botan. Garden Calcutta, Bd. 1. 1888. Appendix, p. 15—47.

Digitized by Google

38) ***Dachnowski, A.*** (1907), Zur Kenntnis der Entwicklungs-Physiologie von Marchantia polymorpha. Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. 44, 1907, p. 254—286.

39) ***Dangeard, P. A.*** (1906), La fécondation nucléaire chez les Mucorinées. Comptes rendus de l'Ac. d. sciences Paris, T. 142, 1906, p. 645—646.

40) ***Davis, B. M.*** (1903), Oogenesis in Saprolegnia. Botan. Gazette, Bd. 35, 1903, p. 233—249, 320—349.

41) — (1905), Studies in the plant cell. VII. Americ. Naturalist, Bd. 39, 1905, p. 555—599.

42) ***Day, D. F.*** (1896), Parthenogenesis in Thalictrum Fendleri. Botan. Gazette, Bd. 22, 1896, p. 241.

43) ***Debski, Br.*** (1897), Beobachtungen über Kernteilungen bei Chara fragilis. Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. 30, 1897, p. 227—248.

44) — (1898), Weitere Beobachtungen an Chara fragilis Desv. Ebenda, Bd. 32, 1898, p. 635—670.

45) ***Delage, Y.*** (1899), Etudes sur la mérogonie. Arch. de zoologie expérim. et gén., 3. sér., T. 7, 1899, p. 383.

46) ***Digby, L.*** (1905), On the Cytology of Apogamy and Apospory. II. Preliminary Note on Apospory. Proceed. of the Roy. Soc. London, Ser. B, Bd. 76, 1905, p. 463—467.

47) ***Dingler, H.*** (1906), Fakultative parthenogenetische Fortpflanzung bei Rosa rubiginosa? Mitt. d. naturw. Vereins zu Aschaffenburg, Bd. 5, 1906, p. 39.

48) — (1907), Versuch einer Erklärung gewisser Erscheinungen in der Ausbildung und Verbreitung der wilden Rosen. Ebenda, Bd. 6, 1907, p. 1—38.

49) ***Dodel, A.*** (1876), Ulothrix zonata, ihre geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung. Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. 10, 1876, p. 417—550.

50) ***Druery, Ch. T.*** (1901), A résumé of fern phenomena discovered in the nineteenth century. Gard. Chronicle, 3. ser., Bd. 29, 1901, p. 199—200.

51) ***Eichler, A. W.*** (1878), Blüthendiagramme. Bd. 2. Leipzig 1878.

52) ***Eisen, G.*** (1896), Biological Studies on Figs, Caprifigs and Caprification. Proceed. of the Californ. Acad. of Sciences, Sec. ser., Bd. 5, 1896, p. 897—1003.

53) ***Engler, A.,*** (1904), Syllabus der Pflanzenfamilien. 4. Aufl. Berlin 1904.

54) ***Ernst, A.*** (1886), A new case of parthenogenesis in the vegetable kingdom. Nature, Bd. 34, 1886, p. 549—552.

55) ***Ewert, R.*** (1906), Blütenbiologie und Tragbarkeit unserer Obstbäume. Landw. Jahrb., Bd. 35, 1906, p. 259—287.

56) — (1907), Die Parthenokarpie oder Jungfernfrüchtigkeit der Obstbäume und ihre Bedeutung für den Obstbau. Berlin 1907.

57) ***Fairchild, D. G.*** (1897), Über Kerntheilung und Befruchtung bei Basidiobolus ranarum Eidam. Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. 30, 1897, p. 285—296.

58) ***Farmer, J. B.,*** and ***Digby, L.*** (1907), Studies in Apospory and Apogamy in Ferns. Ann. of Botany, Bd. 21, 1907, p. 161—199.

59) ***Farmer, J. B., Moore, T. E. S.,*** and ***Digby, L.*** (1903), On the Cytology of Apogamy and Apospory. I. Preliminary Note on Apogamy. Proceed. of the Roy. Soc. London, Bd. 71, 1903, p. 453—457.

60) ***Farlow, W. G.*** (1874), An Asexual Growth from the Prothallus of Pteris cretica. Quart. Journal of microsc. Science, Bd. 14, 1874, p. 266—271.

61) ***Fick, R.*** (1907), Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastard-Regeln. Erg. d. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 16, 1907, p. 1—140.

62) ***Fischer, A.*** (1880), Zur Embryosackentwickelung einiger Angiospermen. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 14, 1880, p. 90—132.

Digitized by Google

63) ***Fischer, A.*** (1892), Phycomycetes. Leipzig 1892.
*64) ***Fischer, L.*** (1879), Die Erscheinung der pflanzlichen Parthenogenesis. Mitt. d. naturf. Gesellsch. Bern a. d. Jahr 1879, Bern 1880, Sitzb., p. 4.
65) ***Focke, W. O.*** (1881), Die Pflanzen-Mischlinge. Berlin 1881.
66) — (1890), Versuche und Beobachtungen über Kreuzung und Fruchtansatz bei Blüthenpflanzen. Abh. d. naturf. Ver. Bremen, Bd. 11, 1890, p. 412—422.
67) ***Francé, R.*** (1894), Die Polytomeen, eine morphologisch-entwickelungsgeschichtliche Studie. Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. 26, 1894, p. 295—378.
68) ***Fraser, H. C. J.*** (1907), On the Sexuality and Development of the Ascocarp in Lachnea Stercorea Pers. Ann. of Botany, Bd. 21, 1907, p. 349—360.
69) — (1908), Contributions to the Cytology of Humaria rutilans Fries. Ebenda, Bd. 22, 1908, p. 35—55.
70) ***Fünfstück, M.*** (1884), Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Lichenen. Jahrb. d. kgl. botan. Gartens u. botan. Museums zu Berlin, Bd. 3, 1884, p. 15—174.
71) ***Furlani, J.*** (1905), Zur Embryologie von Colchicum autumnale. Österr. botan. Zeitschr., Bd. 54, 1905, p. 318.
72) ***Ganong, W. F.*** (1898), On polyembryony and its morphology in Opuntia vulgaris. Botan. Gazette, Bd. 25, 1898, p. 221.
73) ***Gard, M.*** (1903), Etudes anatomiques sur les Vignes et leurs Hybrides artificiels. Act. Soc. Linn. Bordeaux, Sér. 6, T. 8, 1903, p. 185—319.
74) ***Gasparrini, G.*** (1846), Notes sur l'origine de l'embryon dans les graines des plantes phanérogames. Ann. d. sciences natur., 3. sér., Botan., T. 5, 1846, p. 305—312.
75) ***Gates, R. R.*** (1907), Hybridization and germ cells of Oenothera mutants. Botan. Gazette, Bd. 44, 1907, p. 1—21.
76) ***Gärtner, J.*** (1788), De fructibus et seminibus plantarum. Bd. 1. Stuttgard 1788.
77) ***Gärtner, C. F.*** (1844), Versuche und Beobachtungen über die Befruchtungsorgane der vollkommneren Gewächse. Stuttgart 1844.
78) — (1849), Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich. Stuttgart 1849.
79) ***Giard, A.*** (1899), Parthénogèse de la macrogamète et de la microgamète des organismes pluricellulaires. Cinquantenaire de la Soc. de Biol. Vol. jubil. 1899, p. 654.
80) — (1901), Pour l'histoire de la mérogonie. Comptes rendus de la Soc. de Biol., T. 53, 1901, p. 875—877.
81) — (1903), Les faux hybrides de Millardet et leur interprétation. Ebenda, T. 55, 1903, p. 779—782.
82) ***Godlewski, E.,*** jun. (1906), Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden- und Crinoiden-Familie. Arch. f. Entwickelungsmech. d. Organismen. Bd. 20, 1906, p. 574—643.
83) ***Göbel, K.*** (1879), Über Sproßbildung auf Isoetesblättern. Botan. Zeitung, Bd. 37, 1879, p. 1—6.
84) — (1904), Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien. Biol. Centralblatt, Bd. 24, 1904, p. 673.
85) — (1907), Experimentell-morphologische Mitteilungen. Sitz.-Ber. d. bay. Akad. d. Wiss. zu München, math.-phys. Kl., Bd. 37, 1907, p. 119—138.
86) ***Götz, G.*** (1899), Über die Entwicklung der Eiknospe bei den Characeen. Botan. Zeitung, Bd. 57, 1899, 1. Abt., p. 1—13.
*87) ***Greene, E. L.*** (1898), Parthenogenesis in common plants. The plant world, Bd. 1, 1898, p. 102—103.

Digitized by Google

88) ***Guérin, P.*** (1904), Les connaissances actuelles sur la fécondation chez les phanérogames. Paris 1904.

89) ***Handel-Mazetti, H. von*** (1907), Monographie der Gattung Taraxacum. Leipzig u. Wien 1907.

90) ***Harper, R. A.*** (1895), Die Entwicklung des Peritheciums bei Sphaerotheca Castagnei. Ber. d. deutschen botan. Gesellsch., Bd. 13, 1895, p. 475.

91) — (1900), Sexual reproduction in Pyronema confluens and the morphology of the ascocarp. Ann. of Botany, Bd. 14, 1900, p. 321—400.

92) ***Hegelmaier, F.*** (1897), Zur Kenntnis der Polyembryonie von Allium odorum L. Botan. Zeitung, Bd. 55, 1897, 1. Abt., p. 133—140.

93) — (1901), Über einen neuen Fall von habitueller Polyembryonie. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., Bd. 19, 1901, p. 488—499.

94) — (1903), Zur Kenntnis der Polyembryonie von Euphorbia dulcis Jacqu. Ebenda, Bd. 21, 1903, p. 6—19.

95) — (1906), Alchimillen [des schwäbischen Jura. Jahresh. d. Vereins f. vaterl. Naturk. in Württemberg, Bd. 62, 1906, p. 1—12.

96) ***Hertwig, O.*** u. ***R.*** (1887), Experimentelle Studien am thierischen Ei. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 20, 1887, p. 120 u. 477.

97) ***Hewat, C. G.*** (1906), Cytological aspects of parthenogenesis in insects. Mem. of Manchester Lit. a. Phil. Soc., Bd. 50. 1906.

98) ***Heyer, F.*** (1883), Untersuchungen über das Verhältnis der Geschlechter bei einhäusigen und zweihäusigen Pflanzen. Diss. Halle 1883.

99) ***Hurst, C. C.*** (1899), Experiments on Hybridisation and Cross-Breeding. Gard. Chronicle, 3. ser., Bd. 26, 1899, p. 55.

100) — (1903), Recent Experiments in the Hybridisation of Orchids. Ebenda, Bd. 34, 1903, p. 226.

101) ***Jaensch, O.*** (1905), Beitrag zur Embryologie von Ardisia crispa A. DC. Diss. Breslau 1905.

102) ***Jeffrey, E. C.*** (1896), The gametophyte of Botrychium virginianum. Transact. of the Canad. Inst. 1896—1897. S.-A. 32 pp.

103) ***Juel, O.*** (1898), Parthenogenesis bei Antennaria alpina (L.) R. Br. V. M. Botan. Centralbl., Bd. 74, 1898, p. 369—372.

104) — (1900), Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung Antennaria. Kgl. svenska Vetensk.-Akad. Handl., Bd. 33, No. 5, 1900, p. 1—39.

105) — (1902), Über Zellinhalt, Befruchtung und Sporenbildung bei Dipodascus. Flora, Bd. 91, 1902, p. 47—55.

106) — (1903), Zur Entwickelungsgeschichte des Samens von Cynomorium. Botan. Centralbl., Beihefte, Bd. 13, 1903, p. 194—202.

107) — (1904), Die Tetradenteilung in der Samenanlage von Taraxacum. V. M. Arkiv f. Botanik, Bd. 2, No. 4. 1904.

108) — (1905), Die Tetradenteilungen bei Taraxacum und anderen Cichoriaceen. Kgl. svenska Vet.-Akad. Handlingar, Bd. 39, 1905, No. 4.

109) ***Karsten, G.*** (1900), Die Auxosporenbildung bei den Gattungen Cocconëis, Surirella und Cymatopleura. Flora, Bd. 87, 1900, p. 253—283.

110) ***Kerner, A.*** (1876), Parthenogenesis bei einer angiospermen Pflanze. Sitz.-Ber. d. math.-nat. Classe d. Akad. d. Wissensch. zu Wien, Abt. I, Bd. 74, 1876, p. 469.

111) — (1896), Pflanzenleben. 2. Aufl. 2 Bde. Leizig 1896.

112) ***King, G.*** (1887), On the fertilization of Ficus hispida: a problem in vegetable physiology. Scientif. Memoirs by medic. officers of the army of India. 1887.

Digitized by Google

113) ***Kirchner, O.*** (1904a), Taxus baccata. In Kirchner, Loew und Schröter, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, Bd. 1, Lief. 1. Stuttgart 1904.
114) — (1904b), Parthenogenesis bei Blütenpflanzen. Ber. d. deutschen botan. Gesellsch., Bd. 22, 1904, p. (83)—(97).
115) — (1905), Parthenogenesis bei Blütenpflanzen. Jahresh. d. Vereins f. vaterl. Naturk. in Württemberg, Bd. 61, 1905, p. LIII—LIV.
116) ***Klebs, G.*** (1896), Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.
117) — (1899), Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. II. Saprolegnia mixta de Bary. Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. 33, 1899, p. 513-593.
118) ***(Klotzsch)*** (1857), Die sogenannte Parthenogenesis von Caelebogyne ilicifolia. Bonplandia, 1857, p. 209.
119) ***Kostanecki, K.*** (1904), Cytologische Studien an künstlich parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von Mactra. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 64. 1904.
*120) ***Kuckuck, M.*** (1907), Es gibt keine Parthenogenesis. Allgemein verständliche wissenschaftliche Beweisführung. Herausgegeben von F. Dickel. Leipzig 1907.
121) ***Lang, W. H.*** (1901), On Apospory in Anthoceros laevis. Ann. of Botany, Bd. 15, 1901, p. 503—510.
*122) ***Leavitt, R. G.,*** and ***Spalding, L. J.*** (1905), Parthenogenesis in Antennaria. Rhodora, Bd. 7. 1905.
123) ***Lidforss, B.*** (1905), Studier öfver artbildningen inom släktet Rubus. Ark. f. Botanik, Bd. 4, 1905, No. 6.
124) — (1907), Studier öfver artbildningen inom släktet Rubus. II. Ebenda, Bd. 6, 1907, No. 16.
125) ***Limpricht, G.*** (1890), Die Laubmoose Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Bd. 1. 1890.
126) ***Loeb, J.*** (1906), Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig 1906.
127) ***Löw, E.*** (1894), Blütenbiologische Floristik. Stuttgart 1894.
128) ***Lombard-Dumas*** (1904), Variations sexuelles de l'Aucuba japonica. Bull. de la Soc. Botan. de France, Bd. 51, 1904, p. 210—213.
129) ***Longo, B.*** (1905), Acrogamia aporogama nel Fico domestico (Ficus carica L.). Nota prel. Ann. di Botanica, Bd. 3, 1905, p. 14—17.
130) ***Lotsy, J. P.*** (1899), Balanophora globosa Jungh., eine wenigstens örtlich verwittwete Pflanze. Ann. du Jardin botan. de Buitenzorg, T. 16, 1899, p. 174—186.
131) — (1901), Rhopalocnemis phalloides Jungh., a morphological-systematical study. Ebenda, Bd. 17, 1901, p. 73—101.
132) — (1903), Parthenogenesis bei Gnetum Ula Brogn. Flora, Bd. 92, 1903, p. 397—404.
133) — (1905), Die x-Generation und die 2x-Generation. Biol. Centralbl., Bd. 25, 1905, p. 97—117.
134) — (1907), Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Bd. 1. Algen und Pilze. Jena 1907.
135) ***Massart, J.*** (1902), Sur la pollination sans fécondation. Bull. du jard. botan. de l'état à Bruxelles. Bd. 1, 1902, Fasc. 3.
136) ***McCallum, W. B.*** (1905), Regeneration in plants. Botan. Gazette, Bd. 40, 1905, p. 97—120, 241—263.
137) ***Marchal, El.*** et ***Em.*** (1907), Aposporie et sexualité chez les mousses. Bull. de la classe d. sciences de l'Acad. roy. de Belg. 1907, p. 765—789.

Digitized by Google

138) ***Meehan, Th.*** (1899), Contributions to the life-history of plants. No. XIII. 7. Parthenogenesis. Proceed. of the Acad. of natur. Sciences of Philadelphia. 1899, p. 97—99.

139) ***Meves, F.*** (1907), Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene (Apis mellifica L.), nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 70, 1907, p. 414—491.

140) ***Migula, W.*** (1894), Die Characeen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Leipzig 1897.

141) ***Millardet, A.*** (1894), Note sur l'hybridation sans croisement ou fausse hybridation. Mém. de la Soc. d. Sciences phys. et natur. de Bordeaux, 4. sér. T. 4, 1894, p. 347—372.

142) — (1901), Note sur la fausse hybridation chez les Ampélidées. Revue de Viticulture, T. 16, 1901, p. 677—680.

143) ***Möller, A.*** (1887), Über die Cultur flechtenbildender Ascomyceten ohne Algen. Unters. a. d. botan. Inst. d. k. Akad. zu Münster i. W. 1887, p. 52.

144) — (1888), Über die sogenannten Spermatien der Ascomyceten. Botan. Zeitung, Bd. 46, 1888, p. 421—425.

145) ***Mori, A.*** (1880), Circa la partenogenesi della Datisca cannabina. Nuovo giorn. botan. ital., Bd. 12, 1880, p. 371.

146) ***Müller-Thurgau, H.*** (1903), Die Folgen der Bestäubung bei Obst- und Rebblüthen. VIII. Bericht d. Züricher botan. Gesellsch. 1901—1903, p. 45—63.

147) ***Murbeck, Sv.*** (1897), Om vegetativ embryobildning hos fiertalet Alchemillar och den förkläring öfver formbeständigheten inom slägtet, som densamma innebär. Botan. Notiser. 1897.

148) — (1901), Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung Alchemilla. Lunds Univ. Arsskrift, Bd. 36. Afd. 2. No. 7. 1901.

149) — (1902), Über Anomalien im Baue des Nucellus und des Embryosackes bei parthenogenetischen Arten der Gattung Alchemilla. Ebenda, Bd. 38. Afd. 2. No. 2. 1902.

150) — (1904), Parthenogenese bei den Gattungen Taraxacum und Hieracium. Botan. Notiser. 1904.

151) ***Nathansohn, A.*** (1900), Über Parthenogenesis bei Marsilia und ihre Abhängigkeit von der Temperatur. Ber. d. deutschen botan. Gesellsch., Bd. 18, 1900, p. 99—109.

*152) ***Nathorst, A. G.*** (1900), Parthenogenesis hos fanerogama växter. Stockholm 1900. 13 pp.

153) ***Nelson, E.*** (1902), Notes on certain species of Antennaria. Botan. Gazette, Bd. 43, 1902, p. 114—124.

154) ***Němec, B.*** (1902, 1903), Über ungeschlechtliche Kernverschmelzungen. I. II. III. Sitzungsber. d. kgl. böhm. Gesellsch. d. Wissensch., 1902, No. LIX. 1903, No. XXVII und No. XLII.

155) ***Noll, F.*** (1902), Über Fruchtbildung ohne vorausgegangene Bestäubung (Parthenocarpie) bei der Gurke. Sitzungsber. d. Niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilk. zu Bonn. 1902. S.-A.

156) ***Odell*** (1904), Parthenogenesis in Datisca cannabina. Gard. Chronicle, 3. ser., Bd. 36, 1904, p. 134.

157) ***Olive, E. W.*** (1906), Cytological studies on the Entomophthoreae. I. The morphology and development of Empusa. Botan. Gazette, Bd. 41, 1906, p. 192—208.

158) ***Oltmanns, F.*** (1899), Über die Sexualität der Ectocarpeen. Flora, Bd. 86, 1899, p. 86—99.

Digitized by Google

159) ***Oltmanns, F.*** (1904), Morphologie und Biologie der Algen. 1. Bd. Spezieller Teil. Jena 1904.
160) — (1905), Morphologie und Biologie der Algen. 2. Bd. Allgemeiner Teil. Jena 1905.
161) ***Ostenfeld, C. H.*** (1904a), Zur Kenntnis der Apogamie in der Gattung Hieracium. Ber. d. deutschen botan. Gesellsch., Bd. 22, 1904, p. 376—381.
162) — (1904b), Weitere Beiträge zur Kenntnis der Fruchtentwicklung bei der Gattung Hieracium. Ebenda, p. 537—541.
*163) — (1906), Castration and Hybridisation Experiments with some Species of Hieracia. Botan. Tiddskr., Bd. 27, 1906, p. 225—248.
164) ***Overton, J. B.*** (1902), Parthenogenesis in Thalictrum purpurascens. Botan Gazette, Bd. 33, 1902, p. 363—375.
165) — (1904), Über Parthenogenesis bei Thalictrum purpurascens. Ber. d. deutschen botan. Gesellsch., Bd. 22, 1904, p. 274—283.
166) — (1906), The morphology of the ascocarp and spore-formation in the many-spored asci of Thecotheus Pelletieri. Botan. Gazette, Bd. 42, 1906, p. 450—492.
167) ***Péchoutre, F.*** (1902), Contribution à l'étude du développement de l'ovule et de la graine des Rosacées. Ann. d. sciences natur., 10. sér., Botan., T. 16, 1902, p. 1—158.
168) ***Petrunkewitsch, A.*** (1901), Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 14. 1901.
169) ***Pfeffer, W.*** (1897), Pflanzenphysiologie. Bd. 1. Leipzig 1897.
170) ***Phillips, E. F.*** (1903), A review of parthenogenesis. Proceed. of the americ. philos. Soc. Philadelphia, Bd. 42, 1903, p. 275—345.
171) ***Pirotta, R.*** e ***Longo, B.*** (1901), Osservazioni e ricerche sul Cynomorium coccineum. Rendic. Acad. dei Lincei. Nuova serie., Bd. 9, 1900, p. 150—152.
*172) ***Poulsen, A.*** (1906), Sciaphila nana Bl. Ein Beitrag zur Fruchtknotenbildung bei den Triuridaceen. Wissensch. Mitteil. d. naturgesch. Vereins in Kopenhagen. 1906.
173) ***Pringsheim, N.*** (1874), Weitere Nachträge zur Morphologie und Systematik der Saprolegnieen. Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. 9, 1873—1874, p. 191—234.
174) — (1878), Über Sprossung der Moosfrüchte und den Generationswechsel der Thallophyten. Ebenda, Bd. 11, 1878, p. 1—46.
175) ***Raciborski, M.*** (1896), Über den Einfluß äußerer Bedingungen auf die Wachsthumsweise des Basidiobolus ranarum. Flora, Bd. 82, 1896, p. 107—132.
176) ***Ramlow, G.*** (1906), Zur Entwicklungsgeschichte von Thelebolus stercoreus Tode. Botan. Zeitung, Bd. 64, 1906, 1. Abt., p. 85—99.
177) ***Raunkiaer, C.*** (1903), Kimdannelse uden Befrugtning hos Maelkebotte. Botan. Tidsskr., Bd. 25, 1903, p. 109—140.
178) — og ***Ostenfeld, C. H.*** (1903), Kastreringsförsäg med Hieracium og andre Cichorieae. Ebenda, p. 409—413.
179) ***Regel, E.*** (1859), Die Parthenogenesis im Pflanzenreiche. Mém. de l'Acad. impér. des Sciences de St.-Pétersbourg. VII. sér., Bd. 1, 1859, Heft 2, p. 1—48.
*180) ***Riddle, L. W.*** (1906a), Contributions to the cytology of the Entomophthoraceae. P. N. Rhodora, Bd. 8, 1906, p. 67—68.
*181) — (1906b), On the cytology of the Entomophthoraceae. Proceed. of the americ. Acad. of Arts and Science, Bd. 42, 1906, p. 177—197.
182) ***Ritzerow, H.*** (1907), Über Bau und Befruchtung kleistogamer Blüten. Flora, Bd. 98, 1907, p. 163—212.

Digitized by Google

183) ***Rosenberg, O.*** (1906), Über die Embryobildung in der Gattung Hieracium. Ber. d. deutschen botan. Gesellsch., Bd. 24, 1906, p. 157—161.
184) — (1907), Cytological Studies on the Apogamy in Hieracium. Botan. Tidsskrift, Bd. 28, 1907, p. 143—170.
185) ***Rosenvinge, K.*** (1883), Om Spirogyra groenlandica og dens Parthenosporedannelse. Ofversigt af k. Vetensk.-Acad. Förhandl. 1883. No. 8, p. 37—43.
186) ***Roth, F.*** (1907), Die Fortpflanzungsverhältnisse bei der Gattung Rumex. Diss. Bonn 1907.
187) ***Ruhland, W.*** (1900), Fortpflanzungsverhältnisse und Entwickelungsgang der Musci. In Engler-Prantl's Pflanzenfamilien. Teil I, 3. Abt.
188) ***Sadebeck, R.*** (1898), Pteridophyta. In Engler-Prantl's Pflanzenfamilien. Teil I, 4. Abt., 1898—1902.
189) ***Schmidt, H,*** (1907), Über die Entwicklung der Blüten und Blütenstände von Euphorbia L und Diplocyathium n. g. Botan. Centralbl., Beihefte, Bd. 22, I. Abt, 1907, p. 21—69.
190) ***Schnegg, H.*** (1902), Beiträge zur Kenntnis der Gattung Gunnera. Flora, Bd. 90, 1902, p. 161—208.
191) ***Schröder, Chr.*** (1901), Blütenbiologische Untersuchungen an der Erbse (Pisum sativum L.) und der Bohne (Phaseolus vulgaris L.). Allg. Zeitschr. f. Entomologie, Bd. 6, 1901, p. 1—3.
192) ***Shaw, W. R.*** (1897), Parthenogenesis in Marsilia. Botan. Gazette, Bd. 24, 1897, p. 114.
193) ***Shibata, K.*** (1902), Experimentelle Studien über die Entwicklung des Endosperms bei Monotropa. V. M. Biol. Centralbl., Bd. 22, 1902, p. 705—714.
194) ***Siebold, Th. von*** (1856), Die wahre Parthenogenesis bei den Schmetterlingen und Bienen. 1856.
195) ***Smith, J.*** (1841), Notice of a Plant which produces Seeds without any apparent Action of Pollen. Transact. of the Linn. Soc. London, Bd. 18, 1841, p. 509—511.
196) ***Solacolu, Th.*** (1905), Sur les fruits parthénocarpiques. Comptes rendus de l'Acad. d. sciences, Bd. 141, 1905, p. 897—898.
197) ***Solms-Laubach, H. Graf zu*** (1882), Die Herkunft, Domestication und Verbreitung des gewöhnlichen Feigenbaums (Ficus Carica L.). Abh. d. kgl. Gesellsch. d. Wissensch. zu Göttingen, Bd. 28, 1882.
198) — (1907), Über unsere Erdbeeren und ihre Geschichte. Botan. Zeitung, Bd. 65, 1. Abt., 1902, p. 45—76.
199) ***Stahl, E.*** (1876), Über künstlich hervorgerufene Protonemabildung an dem Sporangium der Laubmoose. Botan. Zeitung, Bd. 34, 1876, p. 689—695.
200) ***Strasburger, E.*** (1877), Über Befruchtung und Zelltheilung. Leipzig 1877.
201) — (1878), Über Polyembryonie. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 12, 1878, p. 647—670.
202) — (1894), Über periodische Reduktion der Chromosomenzahl im Entwicklungsgang der Organismen. Biol. Centralbl., Bd. 14, 1894, p. 817.
203) — (1904), Die Apogamie der Eualchimillen und allgemeine Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben. Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. 41, 1905, p. 88—164.
204) — (1905), Die stofflichen Grundlagen der Vererbung im organischen Reich. Jena 1905.
205) — (1906), Zur Frage eines Generationswechsels bei Phaeophyceen. Botan. Zeitung, Bd. 64, 2. Abt., 1906, p. 1—7.
206) — (1907), Apogamie bei Marsilia. Flora, Bd. 97, 1907, p. 123—191.
207) ***Taschenberg, O.*** (1892), Historische Entwickelung der Lehre von der Parthenogenesis. Abhandl. d. naturf. Gesellsch. Halle, Bd. 17. 1892.

Digitized by Google

208) ***Tieghem, Ph. van*** (1896), Sur l'organisation florale des Balanophoracées. Bull. de la Soc. Botan. de France, Bd. 43, 1896, p. 295—309.
209) ***Tischler, G.*** (1903), Über Embryosack-Obliterationen bei Bastardpflanzen. Botan. Centralbl., Beihefte, Bd. 15, 1903, p. 408—420.
210) — (1906), Über die Entwicklung des Pollens und der Tapetenzellen bei Ribes-Hybriden. Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. 42, 1906, p. 545—578.
211) — (1907), Weitere Untersuchungen über Sterilitätsursachen bei Bastardpflanzen. V. M. Ber. d. deutschen botan. Gesellsch., Bd. 25, 1907, p. 376—383.
212) — (1908), Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. Arch. f. Zellforschung, Bd. 1, 1908, p. 33—151.
213) ***Tretjakow, S.*** (1895), Die Beteiligung der Antipoden in Fällen der Polyembryonie bei Allium odorum L. Ber. d. deutschen botan. Gesellsch, Bd. 13, 1895, p. 13—17.
214) ***Treub, M.*** (1883), Notes sur l'embryon, le sac embryonnaire et l'ovule. III et IV. Ann. du jardin botan. de Buitenzorg, T. 3, 1883, p. 120—128.
215) — (1898), L'organe femelle et l'apogamie du Balanophora elongata. Ebenda, Bd. 15, 1898, p. 1—22.
216) — (1902), L'organe femelle et l'embryogénèse dans le Ficus hirta Vahl. Ebenda, 2. sér., T. 3, 1902, p. 124—157.
217) — (1905), L'apogamie de l'Elatostema acuminatum Brongn. Ebenda, 2. sér., T. 5, 1905, p. 141—152.
218) ***Tröndle, A.*** (1907), Über die Kopulation und Keimung von Spirogyra. Botan. Zeitung, Bd. 65, 1907, 1. Abt., p. 187—216.
219) ***Trow, A. H.*** (1904), On Fertilization in Saprolegnieae. Ann. of Botany, Bd. 18, 1904, p. 541—570.
220) ***Usteri, A.*** (1907), Studien über Carica Papaya L. Ber. d. deutschen botan. Gesellsch., Bd. 25, 1907, p. 485—495.
221) ***Vries, H. de*** (1901), Die Mutationstheorie. Bd. 1. Leipzig 1901.
222) — (1903a). Die Mutationstheorie. Bd. 2. Leipzig 1903.
223) — (1903b), Befruchtung und Bastardierung. Leipzig 1903.
224) ***Vuillemin, P.*** (1900), Développement des azygospores d'Entomophthora. Comptes rendus de l'Acad. d. sciences, Paris, T. 130, 1900, p. 522—524.
225) — (1907), Les bases actuelles de la systématique en mycologie. Progr. rei botan., Bd. 2, 1907, p. 1—170.
226) ***Warburg, O.*** (1900), Pandanaceae. Engler's Pflanzenreich, IV, 9. Leipzig 1900.
227) ***Went, F. A. F. C.*** (1899), Les modes de reproduction du Codium tomentosum. Nederl. kruidk. Arch., 1889, 5. Deel.
228) — and ***Blaauw, A. H.*** (1905), A case of apogamy with Dasylirion acrotrichum Zucc. Rec. d. trav. botan. Néerlandais, 1905, Nr. 3. 12 pp.
229) ***Wettstein, R. von*** (1903), Handbuch der systematischen Botanik. I. Bd. Leipzig u. Wien 1903.
230) — (1907), Handbuch der systematischen Botanik. II. Bd, 2. Teil, 1. Hälfte. Leipzig u. Wien 1907.
231) ***Williams, J. H.*** (1904), Studies in the Dictyotaceae. I. The cytology of the Tetrasporangium and the germinating Tetraspore. Ann. of Botany, Bd. 18, 1904, p. 141—160.
232) ***Winkler, Hans*** (1901), Über Merogonie und Befruchtung. Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. 36, 1901, p. 753—775.
233) — (1904), Über Parthenogenesis bei Wikstroemia indica (L.) C. A. Mey. Ber. d. deutschen botan. Gesellsch., Bd. 22, 1904, p. 573—580.
234) — (1906), Botanische Untersuchungen aus Buitenzorg. II. 7. Über Parthenogenesis bei Wikstroemia indica (L.) C. A. Mey. Ann. du jardin botan. de Buitenzorg, 2. sér., T. 5, 1906, p. 208—276.

Digitized by Google

235) ***Woronin, H.*** (1907), Apogamie und Aposporie bei einigen Farnen. **Flora**, Bd. 98, 1907, p. 101—162.

236) ***Wydler, H.*** (1878), Zur Morphologie, hauptsächlich der dichotomen Blüthenstände. Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. 11, 1878, p. 312—379.

237) ***Yamanouchi, Sh.*** (1907), Apogamy in Nephrodium. Botan. Gazette, Bd. **44**, 1907, p. 142—146.

238) ***Zahn, H.*** (1904), Bemerkungen über C. H. Ostenfeld's Artikel: **Zur** Kenntnis der Apogamie in der Gattung Hieracium. **Allg.** botan. Zeitschr., Bd. 10, 1904, p. 170—172.

239) ***Zinger, N.*** (1898), Beiträge zur Kenntnis der weiblichen Blüthen und Inflorescenzen bei Cannabineen. Flora, Bd. 85, 1898, p. 189—253.

Digitized by Google

Namen- und Sachverzeichnis.

Absidia capillata 20.
— septata 20.
Achlya debaryana 21.
— polyandra 21.
— racemosa 21.
Aconitum napellus 130.
Adventivembryonie 5, 43, 110, 139.
Alchimilla § Eualchimilla 80 ff.
— sericata 12, 64.
Algen 13, 141.
Allium odorum 139.
Amblogyne persicarioides 45.
Amblystegium serpens 33.
— subtile 33.
Ampelopsis hederacea 52.
Amphimixis, Definition 6.
Amphoridium Mougotii 32.
Anacardiaceae 51.
Antedon rosacea 140.
Antennaria alpina 77 ff., 107.
— canadensis 78.
— dioica 78, 79, 80.
— fallax 78.
— neodioica 78.
— Parlinii 78.
— plantaginifolia 78.
Anthoceros laevis 31, 62.
Antipodenembryonen 56, 69.
Aphanochaete repens 16.
Aphanomyces scaber 21.
Apogamie 9, 11, 58 ff., 105 ff.
—, generative 67 ff.
—, somatische 60 ff.
Apomixis, Definition 8, 10.
Aposporie 61, 89, 94.
— bei Laubmoosen 33, 72.
Araceae 37.
Ardisia crispa 56.
Asclepiadaceae 56.
Ascobolus furfuraceus 151.
Ascolichenes 24, 29.
Ascomycetes, Fortpflanzungsverhältnisse 24 ff.
—, Kernverschmelzung im Ascus 7 Anm., 25.
Aspicarpa hirtella 48.
Athyrium Filix-foemina var. clarissima Bolton 72, 112.
— — var. clarissima Jones 63, 105.
— — var. uncoglomeratum 74.
Aucuba japonica 55.
Aulacomium turgidum 32.
Auslösung der Parthenogenesis 126 ff.
Azygosporen 19 ff.

Bakterien 10.
Balanophora elongata 64, 66.
— globosa 65.
— indica 64.
Banane 130.
Barbula convoluta 33.
— muralis 33.
— recurvifolia 32.
Bartramia pomiformis 33.
Basidiobolus ranarum 24.
Basidiomycetes 31.

Digitized by Google

Befruchtungsbedürftigkeit 112, 113.
Befruchtungsfähigkeit 112, 115, 138, 152.
Biene 95, 124.
Billbergia pallescens 37.
Bingelkraut 50.
Biologische Bedeutung der Apomixis 144 ff.
Blastophaga 43, 139.
Botrychium virginianum 35.
Brachythecium rutabulum 33.
Bromeliaceae 37.
Bryonia dioica 57, 108, 109.
Bryopsis 16.
Bryum 32, 33.
Bufo calamita 47.
Burmanniaceae 131.

Caelebogyne ilicifolia 3, 5, 11, 107, 139.
Calanthe vestita 40.
Calicium 30.
Cannabis sativa 41.
Carica papaya 53.
Ceratodon purpureus 33.
Ceratozamia 35.
Chara crinita 4, 17 f., 72, 109, 134, 147, 151.
— foetida 18.
— fragilis 18, 151.
Chenopodiaceae 45.
Chlamydomonadaceae 13.
Chlamydomonas media 13, 143.
Chlorophyceae 13, 116.
Chromosomenzahl 110, 111, 114, 123.
Chroolepidaceae 16.
Citrus 41, 110.
Claviceps 29.
Closterium Lunula 98.
Codium tomentosum 16.
Colchicum autumnale 38.
Coleochaete 120, 121.
Collema 30.
Coniferae 35.
Conjugatae 96.
Cordyceps 29.
Corethron 13.
Cornaceae 55.
Cosmarium Botrytis 98.
Costus 93.
Cucumis sativus 57, 102.
Cucurbitaceae 57.
Cutleria multifida 16.
Cyanophyceae 10.
Cycadeen 35, 151.
Cycas revoluta 151.
Cylindrocapsa 15.
Cynomorium 65.
Cystosira barbata 100.

Dangeard'sche Fusion 7 Anm., 25.
Dasylirion acrotrichum 37.
Datisca cannabina 53.
Desmidiaceae 98.
Diatomeen 13.
Dicranoweissia cirrata 33.
Dictyota 62, 99.
Diöcie und Parthenogenesis 107, 133, 144 f.
Disciphania Ernstii 45, 128.
Draparnaldia 15.

Ectocarpus 16.
Eibe 36.
Elatostema acuminatum 44.
Encephalartos 35.
Entomophthora gloeospora 20, 27.
Ernährungsverhältnisse als Ursache der Apomixis 128 ff.
Euapogamie 10, 11.
Euphorbia cyparissias 11.
— dulcis 12, 50, 139.
Euphorbiaceae 49.
Eupristis 43.

Farne 34, 137.
Faux hybrides 39, 47, 54, 141.
Feige 42.
Ficus carica 42, 139.
— hirta 43, 139.
— hispida 43.
— Roxburghii 43.
Flechten 29.
Fragaria 46, 141.
Fruchtungsvermögen 102.
Fucaceae 101, 118.
Fuchsia arborescens 54.
Fucus vesiculosus 101.
Funaria hygrometrica 33.
Funkia ovata 139.

Generationswechsel 99, 116 ff.
Geschlecht der parthenog. Pflanzen 107 ff., 146.
Geschlechtsverlust 133 ff.
Giffordia secunda 17.
Gnetum gnemon 36.

Digitized by Google

Gnetum ula 36.
Gonatonema 97.
Gunnera 54.
Gurke 57, 102.
Gymnospermen 35.

Habranthus 39.
Haliseris 99.
Halorrhagidaceae 54.
Hanf 41.
Helosis guyanensis 65.
Hieracium 86—92.
— aurantiacum 86, 91, 92, 136.
— excellens 88, 90, 92, 130.
Hippeastrum 39.
Hopfen 42.
Humaria granulata 29, 30.
— rutilans 28.
Humulus lupulus 42.
Hymenocallis 39.
Hypnum 32, 33.

Isoëtes 35.

Keimzelle, Wesen der 105 ff.

Lachnea stercorea 27.
Laelia anceps 40.
Lastrea pseudomas var. cristata apospora 68, 95.
— — var. polydactyla 7, 59.
Laubmoose 32, 72.
Lebermoose 31.
Lemna 93.
Lilium 38, 93.
Linum usitatissimum 11.
Löwenzahn 71.
Lycaste Skinneri 40.

Mactra 95.
Makrospore 94.
Malpighiaceae 48.
Marchantia polymorpha 31.
Marsilia Drummondii 74 ff., 112, 123, 142.
— vestita 76, 77.
Menispermaceae 45.
Mercurialis annua 49.
— perennis 50.
Merogonie 100.
Mesotaeniaceae 96.
Mispel, kernlose 102.
Mnium hornum 33.
Mnium insigne 32.
Monotropa hypopitys 55.
— uniflora 55.
Moose 31 ff., 68.
Moraceae 41.
Morus niger 41.
Mucor 19, 20.
Mutation 148.
Myrsinaceae 56.

Narcissus 93.
Neckera Besseri 32.
Nectria 29.
Nephrodium molle 61, 68, 95, 123.
Nephroma 29.
Nothoscordum fragrans 139.
Nucellarembryonie 5, 43, 110, 139.
Nymphaea 45.

Obione sibirica 45.
Obturator 49.
Odontoglossum 40.
Oenothera biennis 130.
— Lamarckiana 54.
— lata 54.
Oncidium tigrinum 40.
Oomycetes 20.
Opegrapha 30.
Opuntia 127, 140.
Orchideen 39, 127.

Paludella squarrosa 32.
Pandanaceae 36.
Papilionaceae 48.
Parthenapogamie 10.
Parthenogenesis 11, 70 ff., 104 ff.
—, generative 94 ff.
—, somatische 71 ff.
Parthenokarpie 101 ff., 127, 151.
Parthenomixis 28, 60, 151.
Pelobates fuscus 47.
Peltidea 29.
Peltigera 29.
Peziza stercorea 27.
Pfropfhybride 7.
Phaeophyceae 16, 116.
Phycomycetes 19.
Physikalische Faktoren als Ursache der Parthenogenesis 131 ff., 143.
Pilularia 35, 75.
Pirolaceae 55.

Digitized by Google

Pistacia narbonensis 51.
Pisum sativum 48.
Plagiothecium denticulatum 33.
Pleospora 29.
Pohlia nutans 33.
Pollenverbildung 136, 147.
Polygonaceae 45.
Polymorphismus 147 ff.
Polystigma rubrum 27.
Polytoma 13.
Polytrichum 151.
Potentilla 147.
Propagation 10, 12, 116, 134.
Prophasen der Reduktionsteilung 77, 81, 86, 149.
Protosiphon botryoides 14, 142, 143.
Pseudapogamie 7.
Pseudogamie 38.
Pseudomixis 6, 27, 59.
Pteris cretica 34.
Pterogonium gracile 32.
Pyronema confluens 8 Anm., 26.

Rana fusca 47.
Rhabdonema arcuatum 13.
Rhizopus nigricans 20.
Rhopalocnemis phalloides 65.
Ricinus communis 49.
Rosa 46, 147.
Rubus 47, 48, 147.
Rumex 45.

Salix glaucophylla 93.
Saprolegnieae 20.
Schleiden'sche Lehre 3.
Sciaphila nana 37.
Scolopendrium vulgare var. crispum Drummondae 74.
Sium 93.
Spermatienkeimung 30.
Sphaerotheca Castagnei 26.
Spinellus 20.
Spirogyra 96, 97, 143.
Sporodinia grandis 19.
Synedra affinis 13.
Synergidenembryonen 56, 64, 70.

Taraxacum 85.
— officinale 85, 86, 135, 136, 144.
Taxus baccata 36.
Teichospora 29.
Teichosporella 29.
Temperatur, parthenogenesiserregend 142.
Tetradenteilung 93.
Thalictrum dioicum 85.
— Fendleri 82, 108.
— purpurascens 12, 82, 87, 92, 108, 114, 130.
Thea sinensis 131.
Thecotheus Pelletieri 8 Anm.
Thelebolus stercoreus 29.
Thuidium abietinum 32.
Tierischer Generationswechsel 121.
Triuridaceae 37.

Ulothrix zonata 15, 117.
Uredineae 7.
Ursache der Parthenogenesis 104, 126 ff.
Urticaceae 44.
Usnea 29.

Vanda caerulea 40.
Vaucheria 142.
Verdoppelung, regenerative, der Chromosomenzahl 60, 67, 95.
Verlust der Sexualität 133 ff.
Veronica virginica 130.
Vincetoxicum 56.
Violaceae 52.
Vitaceae 51.
Vitis rotundifolia 52.
— vinifera 52, 103, 140.
— rupestris 52.
Volvox 14.

Wikstroemia indica 49, 91, 147.

Xylaria 29.

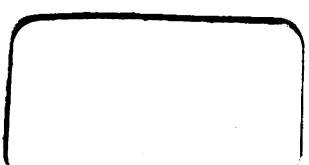
Zephyranthes 39.
Zygnema 97.
Zygomycetes 19.
Zygopetalum Mackayi 40, 140.
Zygorhynchus 20 Anm. 1.

Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.), Naumburg a. S.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google



Digitized by Google